

УДК: 575.21:577.1:633.111

ОЦЕНКА СТАБИЛЬНОСТИ ПРИЗНАКОВ, ИНДУЦИРОВАННЫХ ТРИТОНОМ X-100 У МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ (*TRITICUM AESTIVUM* L.)

© 2012 г. К.Х. Махмудова¹, Е.Д. Богданова¹, С.С. Кирикович², Е.В. Левитес²

¹ Институт биологии и биотехнологии растений КН МОН РК, Алматы, Казахстан,
e-mail: carinamakh@mail.ru;

² Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук,
Новосибирск, Россия, e-mail: levites@bionet.nsc.ru

Поступила в редакцию 10 декабря 2011 г. Принята к публикации 26 декабря 2011 г.

Представлены результаты исследования нескольких поколений линий мягкой пшеницы, несущих изменения, индуцированные неионным детергентом Тритон X-100 (ТХ-100). Показано, что индуцированные изменения, отмеченные ранее в первых поколениях размножения линий, наблюдаются также в четвертом, пятом и шестом поколениях.

Ключевые слова: мягкая пшеница, индукция; Тритон X-100, селекция, изменчивость, наследование изменений.

Введение

Известно, что изменения агроклиматических условий и стремительно меняющиеся требования рынка приводят к постоянному сокращению срока жизни новых сортов. В таких условиях селекция пшеницы, как и любой другой сельскохозяйственной культуры, остро нуждается в разнообразном исходном материале, обладающем комплексом ценных хозяйственно-биологических признаков. Основное внимание селекционеров при создании новых сортов пшеницы обращено на повышение массы зерна в колосе. Согласно литературным данным, *потенциальная* урожайность яровой мягкой пшеницы достигла довольно высокого уровня – 10–12 т/га (Павлова, 2010). Дальнейшее повышение урожайности связывают с созданием высокоинтенсивных сортов, способных отвечать большими прибавками урожая на дополнительные вложения в агротехнику. Продуктивность сорта в целом определяется рядом признаков: продуктивной кустистостью, количеством колосков в колосе, числом зерен в колосе, массой 1000 зерен, продуктивностью главного колоса

и растения в целом. Каждый признак вносит определенный вклад в формирование продуктивности растения. Успех селекции обеспечивается наличием разнообразного исходного материала, его генетической изученностью и использованием новых подходов, позволяющих расширять изменчивость выбранной культуры и выявлять перспективные селекционные формы. Хотя основным источником исходного материала зачастую является мировая коллекция, существует острая необходимость разработки разнообразных методов индукции стабильных изменений важных признаков, определяющих урожайность.

Известно, что стабильные наследуемые изменения у растений могут быть получены воздействием различных химических веществ, в частности эпимутагенов. Например, 5-азациитидин, вызывающий деметилирование остатков цитозина в молекуле ДНК и активирование ранее неактивных генов, приводит к наследуемому изменению многих морфофизиологических признаков (Jones, 1985; Janousek *et al.*, 1996). Обработка растений яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Казахстанская-126

растворами никотиновой кислоты привела к возникновению формы пшеницы Генотроф-1 с измененными морфофизиологическими признаками, с повышенной жизнеспособностью, большей устойчивостью к экстремальным воздействиям окружающей среды по сравнению с исходным сортом (Богданова, 1992, 2003; Богданова и др., 2009). Показано, что эти изменения сохранялись в течение 57 поколений (Богданова, 2003), к настоящему времени получено 65-е поколение. Наследуемые изменения могут быть вызваны также изменением соотношения компонентов питания растений (Durrant, 1962; Durrant, Timmis, 1973). Резкое изменение минерального питания проростков различных линий льна вызывает появление мощных высокорослых растений, у которых были увеличены вес и размер семян, характер опушения листьев; возникшие изменения оказались наследуемыми (Durrant, 1962; Durrant, Timmis, 1973). Разнообразие факторов, позволяющих получать наследуемые изменения, свидетельствует о множестве путей воздействия окружающей среды на растения и множестве механизмов ответа растений на эти воздействия.

Эти данные послужили основанием для поиска новых способов воздействия на геном пшеницы. Теоретическим обоснованием для представленного нами нового подхода стали результаты исследований, свидетельствующие о значительной роли ядерной мембраны в структурно-функциональной организации генома эукариот (Kimoto, 1958; Comings, Kakefuda, 1968; Груздев, Кикнадзе, 1970; Мосолов, 1972; Bourgeois, Hubert, 1988; Стегний, 1993; Taddei *et al.*, 2004; Levites, 2005). В связи с этим в качестве вещества, вызывающего изменения в структуре генома, был выбран Тритон Х-100 (TX-100), способный отделять белки и нуклеопротеиды от мембран. Исследования, проведенные нами на пшенице и сахарной свекле, показали эффективность TX-100 как эпимутагена. Так, было показано, что обработка растений пшеницы на стадии прорастания семян и на стадии начала колошения приводит к разнообразным изменениям структуры колоса и эти изменения передаются в следующие поколения (Махмудова, 2007; Махмудова и др., 2009). Воздействие TX-100 на сахарную свеклу приводило с высокой частотой к изменению

морфологии корня и листьев, признака «стерильность–фертильность» пыльцы, динамики прорастания (Kirikovich, Levites, 2009; Кирикович, Левитес, 2010). В потомстве, полученном от саморепродукции обработанных с помощью TX-100 растений сахарной свеклы, выявлено нарушение экспрессии ферментного локуса, контролирующего глюкозофосфатизомеразу (GPI2): в спектре GPI2 наблюдалось появление изоферментов с эпигенетически измененной электрофоретической подвижностью (Левитес, Кирикович, 2010). Эти данные говорят о том, что в основе этих морфологических изменений вполне вероятно лежат изменения в организации растительного генома.

Целью данной работы было: оценить степень стабильности изменений, индуцированных ранее у мягкой пшеницы с помощью Тритона Х-100.

Материалы и методы

Объектом исследований являлись линии, полученные под воздействием TX-100 на растения яровой мягкой пшеницы сорта Алем, созданного Е.Д. Богдановой. Воздействие на пшеницу проводили только в первый год эксперимента в 2005 г. (Махмудова, 2007; Махмудова и др., 2009) путем замачивания семян в водных растворах с различными концентрациями TX-100 (1; 0,1 и 0,01 %) в течение 24 ч при температуре 25–30 °С. Контролем служили сухие и замоченные в воде семена. В фазе кушения провели опрыскивание вегетирующих растений соответствующими растворами TX-100 (1; 0,1 и 0,01 %). Использовали рядковый посев с расстоянием между рядами 15 см и расстоянием между растениями 5 см. Опыты закладывали рендомизированно. По каждому варианту высевали по 50 семян в двукратной повторности. В период вегетации проводили фенологические наблюдения за сроками появления всходов, кушения, выхода флагового листа и налива зерна. С каждой делянки брали пробы для проведения снопового анализа. Анализировали по 25 растений с каждой делянки. В последующие годы обработка раствором TX-100 не проводилась, а посев потомств от измененных растений проводили в 3-кратной повторности по 25 зерен, анализируя морфологические и физиологические

признаки растений. В процессе размножения потомств E_2 – E_5 обработанных растений были созданы линии пшеницы, несущие измененные признаки.

Плотность колоса рассчитывали по формуле $D = (A-1) \times 10/B$, где D – индекс плотности (количество колосков на 10 см колосового стержня); A – количество колосков в колосе; B – длина колоса в сантиметрах. У мягкой пшеницы колос считается рыхлым, если на 10 см колосового стержня приходится до 16 колосков, среднеплотным – при 17–22, плотным – при 23–28 и очень плотным – при наличии свыше 28 колосков на 10 см колосового стержня.

Достоверность отличия фактических данных от теоретически ожидаемых оценивали по общепринятым методикам (Лакин, 1973).

Почвенно-климатические условия проведения исследований

Полевая часть работ проходила в Казахском научно-исследовательском институте земледелия и растениеводства (КазНИИЗР). Экспериментальный участок расположен в зоне предгорной равнины на высоте 740 м над уровнем моря. Почвы этой зоны – светло-каштановые, суглинистые, реже супесчаные. Содержание гумуса в верхнем слое почвы достигает 3 %. Среднее годовое количество осадков составляет 414 мм с колебаниями от 332 до 644 мм. Распределение осадков неравномерное, в основном они приходятся на апрель–начало июня. Максимальная температура воздуха в июле–августе 40 °С. Отмечены очень резкие суточные колебания температуры воздуха, что приводит к обильному образованию ночной росы. В июне–июле наблюдаются суховеи. Длина безморозного периода в среднем 140 дней с колебаниями от 110 до 185 сут. Первые осенние заморозки наблюдаются обычно в начале или середине октября. Снеговой покров устанавливается в конце ноября, а порой и в конце декабря, и исчезает в марте. Глубина его составляет 25–30 см, а в малоснежные зимы – 10–15 см. Сухая осень неблагоприятна для посева озимых на неполивных землях; в этих условиях всходы появляются только весной. Осенние поливы создают хорошие условия для перезимовки всходов. Случаи гибели озимых и

даже яровых пшениц на поливных землях при осеннем посеве очень редки.

Результаты и обсуждение

Ранее было показано, что обработка растений раствором ТХ-100 приводит к изменению целого ряда морфологических признаков, в том числе и признаков колоса (Махмудова, 2007; Махмудова и др., 2009). У обработанных растений обнаружены признаки «скверхедный колос» и «удвоенные колоски» (рис. а, б).

Обработка исходного сорта яровой мягкой пшеницы Алем 1 %-м раствором ТХ-100 вызвала полную гибель растений. После обработки исходного сорта яровой мягкой пшеницы Алем 0,1 %- и 0,01 %-м растворами ТХ-100 были получены следующие типы колоса: скверхедный с удвоенными колосками; скверхедный без удвоенных колосков; длинный рыхлый с удвоенными колосками; длинный рыхлый без удвоенных колосков; среднеплотный с удвоенными колосками; среднеплотный без удвоенных колосков (Махмудова, 2007).

Следует отметить, что исходный сорт Алем обладает таким морфологическим признаком, как удвоенный колосок типа *duospiculum* – дополнительный колосок в позиции над основным; сорта и линии, полученные на основе линии Генотроф-1, часто несут этот признак. Частота встречаемости этого признака у выживших обработанных растений первого поколения выше, чем у исходного сорта: при использовании 0,1 %-го раствора ТХ-100 этот признак несут 90,9 % растений, а при использовании 0,01 %-го раствора ТХ-100 соответственно 72,7 % растений, в то время как в исходном сорте Алем частота данного признака составляет 1 % (Махмудова, 2007).

Обработанные раствором ТХ-100 растения с измененным типом колоса превосходят исходный сорт Алем по числу зерен в колосе (Махмудова, 2007; Махмудова и др., 2009). Возврата к типу колоса исходного сорта Алем во втором поколении не обнаружено. Поколения растений после обработки мы обозначили E_1 , E_2 и т. д. Результаты изучения 4-го и 5-го поколений созданных линий представлены в табл. 1–3. Можно видеть, что потомства обработанных растений сохраняют в этих поколениях

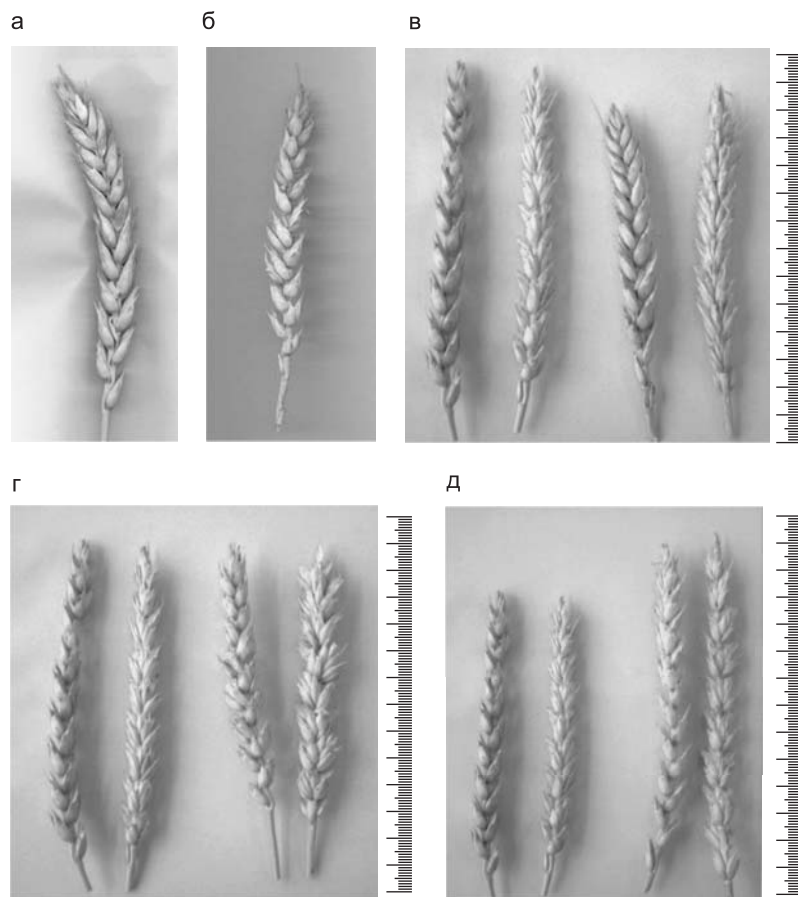


Рис. Колосья линий мягкой пшеницы, обработанных растворами ТХ-100.

а – скверхедный колос линии 1-09 (обработка 0,1 %-м раствором ТХ-100); б – колос линии 10-09 с удвоенными колосками (указано стрелкой), полученный при обработке 0,01 %-м раствором ТХ-100); в – колосья исходного сорта Алем (два слева) и скверхедные колосья линии 1-09 (два справа), полученные при обработке 0,1 %-м раствором ТХ-100, Е₆; г – колосья исходного сорта Алем (два слева) и рыхлые колосья линии 10-09 (два справа) с удвоенными колосками (указаны стрелкой), полученные при обработке 0,01 %-м раствором ТХ-100, Е₆; д – колосья исходного сорта Алем (два слева) и длинные рыхлые колосья линии 7-09 без удвоенных колосков (два справа), полученные при обработке 0,01 %-м раствором ТХ-100, Е₆.

преимущество над исходным сортом Алем по таким показателям, как число зерен в колосе и масса зерна в колосе (табл. 1 и 2).

У линий 1-09, 6-09 и 7-09, хорошо зарекомендовавших себя в яровых посевах, число зерен в главном колосе составляет соответственно $60,3 \pm 0,9$; $40,4 \pm 0,6$; $49,4 \pm 0,7$, в то время как в контрольном сорте Алем этот показатель составляет $30,4 \pm 0,8$ (табл. 1). Масса зерна главного колоса у этих линий – $2,5 \pm 0,1$; $2,0 \pm 0,1$ и $2,0 \pm 0,1$ соответственно, а у сорта Алем – $1,0 \pm 0,1$ г. Минимальное число зерен выявлено в линии 6-09, оно составляло $40,4 \pm 0,6$, однако и оно достоверно превышает аналогичный показатель у

контрольного сорта. У линий 8-09, 9-09 и 10-09, планируемых для озимых посевов, число зерен в главном колосе составляет соответственно: $47,0 \pm 0,7$; $49,2 \pm 0,5$; $43,0 \pm 0,5$. Масса зерна главного колоса у этих линий – $2,0 \pm 0,1$, $2,1 \pm 0,1$, $2,0 \pm 0,1$ (табл. 1). Все эти показатели достоверно отличаются от показателей контрольного сорта Алем.

Характеристика урожайности линий пятого поколения Е₅ дана в табл. 2.

У линий ярового направления 1-09, 6-09 и 7-09 сохраняется достоверное превышение над исходным сортом Алем по числу зерен в главном колосе, хотя достоверное превышение над

Таблица 1

Структурный анализ четвертого поколения растений мягкой пшеницы, индуцированных детергентом TX-100 (2009 г.)

Сорт, линия	Длина стебля	Кустистость, шт.	Главный колос			
			длина, см	число колосков	число зерен	масса зерна, г
Контроль (исходный сорт)						
Алем	69,8 ± 1,2	3,9 ± 0,1	8,5 ± 0,6	16,0 ± 0,8	30,4 ± 0,8	1,02 ± 0,13
Четвертое поколение						
1-09	85,2 ± 1,9	4,4 ± 0,2	9,3 ± 0,5	19,3 ± 0,7	60,3 ± 0,9	2,5 ± 0,1
2-09	81,3 ± 2,0	4,2 ± 0,2	9,9 ± 0,5	19,5 ± 0,8	67,0 ± 0,9	2,5 ± 0,1
3-09	80,8 ± 1,3	4,1 ± 0,2	9,1 ± 0,4	19,2 ± 0,8	56,4 ± 0,8	2,1 ± 0,1
4-09	82,0 ± 1,7	3,6 ± 0,2	9,7 ± 0,6	19,5 ± 0,7	60,5 ± 0,8	2,3 ± 0,1
5-09	81,9 ± 1,7	3,6 ± 0,2	9,4 ± 0,6	20,2 ± 0,8	57,2 ± 0,7	2,05 ± 0,1
6-09	81,4 ± 1,2	3,6 ± 0,2	9,1 ± 0,6	17,5 ± 0,8	40,4 ± 0,6	2,0 ± 0,1
7-09	88,4 ± 2,0	3,7 ± 0,1	10,1 ± 0,6	17,6 ± 0,7	49,4 ± 0,7	2,0 ± 0,1
8-09	87,5 ± 1,3	3,4 ± 0,1	9,3 ± 0,4	16,6 ± 0,7	47,0 ± 0,7	2,0 ± 0,1
9-09	91,9 ± 2,0	4,0 ± 0,1	10,1 ± 0,5	18,8 ± 0,7	49,2 ± 0,5	2,1 ± 0,1
10-09	84,9 ± 2,0	3,6 ± 0,1	8,7 ± 0,5	17,0 ± 0,7	43,0 ± 0,5	2,0 ± 0,1
11-09	82,8 ± 1,3	3,4 ± 0,1	9,8 ± 0,6	17,6 ± 0,8	43,8 ± 0,5	2,0 ± 0,1

Доверительная вероятность $P = 0,95$.

сортом Алем по массе зерна в главном колосе отмечено только у линии 7-09 (табл. 2). Линии озимого направления 8-09, 9-09 и 10-09 также достоверно превышают исходный сорт Алем по числу зерен в главном колосе, но достоверное превышение над сортом Алем по массе зерна в главном колосе отмечено только у линии 9-09 (табл. 2). Таким образом, в пятом после обработки Тритоном X-100 поколении растений сохраняется повышенное число зерен в главном колосе, хотя масса зерна в нем у некоторых линий не отличается от исходного сорта.

Отбор проводится не только по таким признакам, как скверхедный колос, длинный рыхлый колос и рыхлый колос, удвоенные колоски, число зерен в колосе и масса зерна, но и по качеству зерна (стекловидное, имеющее сомкнутую бороздку). В итоге для дальнейших исследований в поколении E_6 отобраны три линии, хорошо ведущие себя в яровом посеве (1-09, 6-09, 7-09), и три линии, хорошо показавшие себя в озимом посеве 2007 г. (8-09, 9-09 и 10-09). В табл. 3 представлены описание этих линий и частота встречаемости признака «удвоенный колосок» в E_6 . Было проанализировано по 45 растений в каждом варианте опыта.

Разная реакция исследованных линий на воздействие TX-100 может указывать на сложный полигенный контроль этих признаков. Можно предположить, что в разных линиях воздействию TX-100 подверглись различные гены из тех генетических систем, которые определяют данные признаки. По-видимому, изменения некоторых из этих генов нестабильны, и их экспрессия постепенно снижается. Линии, обладающие стабильно высокой озерненностью, представляют особый интерес; они будут использоваться в различных селекционных программах.

Изменению подверглись не только морфологические, но и физиологические признаки. Наблюдения за сроками колошения и созревания показали, что потомства растений мягкой пшеницы, обработанных детергентом TX-100, стали позднее колоситься и созревать в среднем на 7 дней позднее. Это хорошо продемонстрировано на линиях ярового направления (табл. 4).

С практической точки зрения такой признак, как позднеспелость, в природно-климатических условиях Алматинской области считается нежелательным, поэтому измененные формы будут вовлечены в скрещивания с раннеспелыми

Таблица 2

Анализ элементов урожайности пятого поколения растений мягкой пшеницы,
индуцированных детергентом ТХ-100 (2010 г.)

Сорт, линия	Длина стебля, см	Кустистость, шт.	В главном колосе			
			длина, см	число колосков, шт.	число зерен, шт.	масса зерна, г
Контроль (исходный сорт)						
Алем	84,4 ± 0,8	3,4 ± 1,4	11,5 ± 0,6	19,4 ± 0,8	55,4 ± 0,8	1,75 ± 0,4
Пятое поколение						
1-09	81,6 ± 0,8	3,2 ± 0,5	10,8 ± 0,8	19,9 ± 1,6	63,3 ± 1,9	2,1 ± 0,4
2-09	75,4 ± 1,9	3,1 ± 0,3	11,1 ± 0,4	19,6 ± 2,0	67,5 ± 2,7	2,2 ± 0,4
3-09	76,2 ± 2,4	3,0 ± 1,9	10,2 ± 1,3	20,1 ± 2,2	75,9 ± 2,8	2,2 ± 1,1
4-09	82,2 ± 1,1	3,7 ± 0,7	10,7 ± 1,1	19,6 ± 1,4	69,5 ± 0,8	2,1 ± 0,5
5-09	86,4 ± 0,8	3,4 ± 1,4	11,1 ± 0,3	20,0 ± 2,5	76,4 ± 2,7	2,5 ± 0,3
6-09	86,0 ± 1,9	3,3 ± 0,7	10,5 ± 2,3	18,4 ± 0,8	58,9 ± 2,2	2,1 ± 0,2
7-09	92,1 ± 0,9	3,6 ± 0,8	12,6 ± 1,3	19,4 ± 2,0	70,1 ± 2,2	2,6 ± 0,3
8-09	94,9 ± 2,2	4,3 ± 1,3	12,6 ± 1,0	19,7 ± 2,6	71,2 ± 1,8	2,5 ± 0,5
9-09	95,5 ± 2,7	3,1 ± 0,9	12,7 ± 1,9	20,1 ± 2,2	69,5 ± 2,7	2,7 ± 0,5
10-09	92,9 ± 2,8	3,6 ± 2,0	11,7 ± 1,3	20,6 ± 2,0	71,2 ± 2,8	2,7 ± 0,6
11-09	89,7 ± 2,6	4,1 ± 1,5	12,5 ± 1,4	19,8 ± 1,8	66,5 ± 1,4	2,5 ± 0,2

Доверительная вероятность $P = 0,95$.

Таблица 3

Описание колоса линий шестого поколения растений мягкой пшеницы,
индуцированных детергентом ТХ-100 (2011 г.)

Вариант опыта	Частота встречаемости признака «удвоенный колосок», %	Описание колоса
Сорт Алем	1,0	Среднеплотный, пирамидальный, прямой, не поникает
Линия 1-09	–	Средней длины, плотный, скверхедный
Линия 6-09	22,2	Рыхлый, длинный, пирамидальный
Линия 7-09	15,5	
Линия 8-09	14,2	Рыхлый, длинный, пирамидальный
Линия 9-09	20,5	
Линия 10-09	36,4	Рыхлый, средней длины, веретеновидный

Таблица 4

Элементы продуктивности, сроки колошения и созревания поколения E_4
растений мягкой пшеницы, индуцированных детергентом ТХ-100 (2009 г.)

Образец/ концентрация раствора	Главный колос			Дата колошения	Дата созревания
	длина, см	число колосков, шт.	число зерен, шт.		
Алем (контроль)	12,1 ± 0,2	20,0 ± 0,4	61,0 ± 1,2	17.06.09	06.08.09
1-09 (0,1 %)	12,5 ± 0,1	25,0 ± 0,3	67,0 ± 1,3	23.06.09	13.08.09
6-09 (0,01 %)	12,9 ± 0,3	20,0 ± 0,2	66,0 ± 0,8	23.06.09	13.08.09
7-09 (0,01 %)	12,0 ± 0,3	20,0 ± 0,2	68,0 ± 1,9	23.06.09	13.08.09

сортами. Признак «удвоенный колосок» может быть востребован в прикладной селекции только в том случае если образуются полноценные дополнительные колоски. Но сами полученные изменения представляют интерес с теоретической точки зрения как вклад в изучение изменчивости в целом.

Таким образом, индуцированные неионным детергентом TX-100 изменения морфологии колоса у растений пшеницы сорта Алем сохранились в E_4 и в ряде линий и в E_5 после обработки поколений. Во всех линиях в E_4 и в ряде линий E_5 отмечено увеличение числа зерен в колосе по сравнению с исходным сортом (табл. 1, 2), кроме того, в E_4 все линии превосходили контрольный сорт по массе зерна с главного колоса, и в E_5 часть линий также достоверно превосходила контроль по массе зерна с главного колоса. К настоящему времени получено 6-е поколение растений мягкой пшеницы (E_6), индуцированных детергентом TX-100 (материал проходит обработку). У экспериментально полученных форм E_6 отмечены сохранение типов колоса и наличие удвоенных колосков (рис. в-д).

Можно предположить, что обработка детергентом TX-100 вывела сравнительно молодой сорт Алем (год выделения элитного растения – 1991 г.) из состояния биологического равновесия, позволив выделиться фенотипам, присущим ранее формам, которые были вовлечены в скрещивания при создании самого сорта Алем и его родителей. В нашем распоряжении есть одnogодичные неопубликованные экспериментальные данные по обработке эпимутагенами более старых сортов не казахстанской селекции, в этом случае не обнаружено изменений в морфологии колоса, но отмечено запоздание в сроках колошения. Также есть неопубликованные данные по обработке молодого сорта яровой мягкой пшеницы Дастархан (год выделения элитного растения – 2001 г.), в этом случае отмечено появление удвоенных колосков. Наиболее интересным остается вариант обработки сорта Алем. Полученные данные позволяют предположить, что описанным выше методом можно восстанавливать и использовать генетический потенциал молодых сортов, заложенный природой в исходных родительских формах, расширяя, таким образом, спектр изменчивости.

Известно, что геном служит основным носителем информации о ходе онтогенеза растения от семени до семени. Однако реализация заключенной в геноме информации зависит не только от конкретных генов, но также и от внешних условий. Полученную изменчивость мы относим к эпигенетической; в 2008 г. нами был получен патент на использование TX-100 в качестве эпимутагена (А. с. 2322801). Характерной особенностью TX-100 как эпимутагена является то, что он действует не на хромосомы и ДНК, а на процесс их взаимодействия с ядерной мембраной и ядерным матриксом. Учитывая тот факт, что ядерная мембрана играет большую роль в структурно-функциональной организации генома, можно утверждать, что TX-100 способен вызывать широкий спектр эпигенетических изменений. Так, ранее с помощью модифицированного метода ISSR-амплификации нами было показано, что воздействие раствором TX-100 вызывает изменения ПЦР-профилей ферментных локусов *Mel1* и *Adh1* у линий пшеницы с измененной морфологией (Makhmudova *et al.*, 2011). Наличие в одних и тех же линиях пшеницы изменений как морфологических признаков, так и ПЦР-профилей ферментных локусов позволяет предположить, что в основе всех этих изменений лежат одни и те же процессы на уровне организации хромосом. Наследование вызванных TX-100 морфологических и морфофизиологических изменений в течение шести поколений позволяет заключить, что ядерная мембрана принимает участие в передаче наследственной информации и несет на себе участки, состояние которых воспроизводится при клеточных делениях, что является основой для передачи индуцированных изменений как в клеточных, так и в половых поколениях.

С практической точки зрения высокая частота индуцируемых эпигенетических изменений является важной. Если обычные мутационные события происходят с частотой порядка 10^{-6} – 10^{-5} , то эпигенетические изменения происходят с частотой нескольких процентов. Высокая частота изменений и их стабильность в ряду последующих поколений являются основой получения наследуемых изменений у растений, которые могут представлять собой исходный материал как для фундаментальных исследований, так и для селекции.

Работа частично финансировалась грантом № 99 по интеграционному проекту СО РАН 2009–2011 гг.

Литература

- Авторское свидетельство 2322801. Способ индукции эпигенетической изменчивости у мягкой пшеницы / К.Х. Махмудова, Е.Д. Богданова, Е.В. Левитес. Опубл. в Бюл. 2008. № 12.
- Богданова Е.Д. Генетическая изменчивость пшеницы, индуцированная никотиновой кислотой и ее производными: Дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск: Ин-т цитологии и генетики СО РАН, 1992. 331 с.
- Богданова Е.Д. Эпигенетическая изменчивость, индуцированная никотиновой кислотой у *Triticum aestivum* L. // Генетика. 2003. Т. 39. № 9. С. 1221–1227.
- Богданова Е.Д., Левитес Е.В., Махмудова К.Х. Маркерные признаки изменчивости, индуцированной никотиновой кислотой у *Triticum aestivum* L. // Генетика. 2009. Т. 45. № 3. С. 354–359.
- Груздев А.Д., Кикнадзе И.И. О связи политемных хромосом с мембраной ядра // Цитология. 1970. Т. 12. № 7. С. 919.
- Кирикович С.С., Левитес Е.В. Морфологические и физиологические изменения у *Beta vulgaris* L. под действием Тритона X-100 // Экологическое равновесие и устойчивое развитие территории: Сб. науч. тр. СПб: ЛГУ им. А.С. Пушкина, 2010. С. 268–272.
- Лакин Г.Ф. Биометрия: учебное пособие для вузов. М.: Высш. шк., 1973. 342 с.
- Левитес Е.В., Кирикович С.С. Наследуемый эффект воздействия Тритона X-100 на экспрессию локуса *Gpi2* у сахарной свеклы // Фактори експериментальної еволюції організмів: Збірник наукових праць. Київ: Логос, 2010. С. 50–54.
- Махмудова К.Х. Наследование эпигенетических изменений у мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.): Дис. ... канд. биол. наук. Алматы, 2007. 103 с.
- Махмудова К.Х., Богданова Е.Д., Левитес Е.В. Индукция тритоном X-100 наследуемых изменений морфологических признаков у *Triticum aestivum* L. // Генетика. 2009. Т. 45. № 4. С. 564–568.
- Мосолов А.Н. Новый подход к решению проблемы пространственного расположения хромосом в интерфазном ядре (поляная модель интерфазного ядра) // Цитология. 1972. Т. 14. № 5. С. 542–552.
- Павлова О.С. Исходный материал для селекции яровой мягкой пшеницы на продуктивность в условиях Центрального Нечерноземья: Дис. ... канд. с.-х. наук. Рязань, 2010. 196 с.
- Стегний В.Н. Архитектоника генома, системные мутации и эволюция. Новосибирск: Изд-во Новосиб. ун-та, 1993. 111 с.
- Bourgeois C.A., Hubert J. Spatial relationship between the nucleolus and the nuclear envelope: structural aspect and functional significance // Int. Rev. Cytol. 1988. V. 111. P. 1.
- Comings D.E., Kakefuda T.J. Initiation of DNA replication at the nuclear membrane in human cells // J. Mol. Biol. 1968. V. 33. P. 225.
- Durrant A. The environmental induction of heritable changes in *Linum* // Heredity. 1962. V. 17. N 1. P. 27–61.
- Durrant A., Timmis J.N. Genetic control of environmentally induced changes in *Linum* // Heredity. 1973. V. 30. No 3. P. 369–379.
- Jones P.A. Altering gene expression with 5-azacytidine // Cell. 1985. V. 40. P. 485–486.
- Janousek B., Siroky J., Vyskot B. Epigenetic control of sexual phenotype in dioecious plant, *Melandrium album* // Mol. Gen. Genet. 1996. V. 250. P. 483–490.
- Kimoto Y. An attachment of the salivary gland chromosomes to the nuclear membrane found in *Chironomus dorsalis* // Cytologia. 1958. V. 23. P. 478.
- Kirikovich S.S., Levites E.V. Effect of epimutagen Triton X-100 on morphological traits in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) // Sugar Tech. 2009. V. 11. No 3. P. 307–310.
- Levites E.V. Sugar beet plants produced by agamospermy as a model for studying genome structure and function in higher plants // Sugar Tech. 2005. V. 7. No 2/3. P. 67–70.
- Makhmudova K.Kh., Vinichenko N.A., Bogdanova E.D. *et al.* Changes in the organization of isozyme loci *Me1* and *Adh1* induced with Triton X-100 in common wheat lines // Adv. Biosci. Biotechnol. 2011. V. 2. No 3. P. 128–131.
- Taddei A., Hediger F., Neumann F.R., Gasser, S.M. The function of nuclear architecture: a genetic approach // Annu. Rev. Genet. 2004. V. 38. P. 305–345.

ESTIMATION OF THE STABILITY OF TRAITS INDUCED BY TRITON X-100 IN COMMON WHEAT (*TRITICUM AESTIVUM* L.)

K.Kh. Makhmudova¹, E.D. Bogdanova¹, S.S. Kirikovich², E.V. Levites²

¹ Institute of Plant Biology and Biotechnology, Ministry of Education and Science,
Almaty, Kazakhstan, e-mail: carinamakh@mail.ru;

² Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia,
e-mail: levites@bionet.nsc.ru

Summary

Studies of several generations of common wheat lines carrying changes induced by nonionic detergent Triton X-100 (TX-100) are reported. It is shown that the induced changes recorded in the first generations are also observed in the fourth, fifth and sixth generations.

Key words: common wheat; induction; Triton X-100; breeding; variability; inheritance of changes.