

УДК 575.224.23:631.527

UDC 575.224.23:631.527

4.1.2. Селекция, семеноводство и биотехнология растений (биологические науки, сельскохозяйственные науки)

4.1.2. Plant breeding, seed production and biotechnology (biological sciences, agricultural sciences)

ХРОМОСОМНЫЕ АБЕРРАЦИИ И ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ В СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ

CHROMOSOMAL ABERRATIONS AND THEIR USE IN PLANT BREEDING

Баюров Леонид Иванович

к. с.-х. н., доцент

SPIN-код: 3777-5470, AuthorID: 270952

Тел.: 8(918)413-51-86

E-mail: leo56@mail.ru

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Кубанский государственный аграрный университет имени И.Т. Трубилина», г. Краснодар, Россия

Bayurov Leonid Ivanovich

Cand.Agr.Sci., associate Professor

RSCI SPIN-code: 3777-5470, AuthorID: 270952

Tel.: 8(918)413-51-86

E-mail: leo56@mail.ru

Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education "Kuban State Agrarian University named after I.T. Trubilin", Krasnodar, Russia

Важность изучения и получения различных хромосомных aberrаций у растений преследует несколько целей. Во-первых, это изучение их роли в эволюции. Так, анализ кариотипов различных видов выявил ряд интересных фактов о растительном мире. Было доказано, что в природных популяциях особи в некоторой степени неоднородны цитологически и генетически. Даже если в ряде случаев гены идентичны, то они могут по-разному располагаться в сегментах хромосом. Эти изменения оказывают важное влияние на эволюцию видов. Наблюдение за хромосомной организацией и различными кариотипами у отдельных особей, видов, родов и основных систематических групп указывает на то, что хромосомные aberrации участвуют в процессе эволюции. Одной из наиболее частых ее причин является изменение порядка генов в результате хромосомных aberrаций. Взаимные транслокации наряду с альтернативной сегрегацией хромосом обеспечивают сохранение гетерозиготности и предотвращают экспрессию летальных генов. Дупликации обеспечивают сохранение генов, присутствующих в единичном наборе, а инверсии препятствуют слиянию гомологичных участков хромосом, предупреждая, тем самым, их кроссинговер. Во-вторых, хромосомные aberrации очень важны при генетическом анализе. Так, транслоцированные штаммы кукурузы были использованы для демонстрации того, что цитологический обмен частями хромосом приводит к генетической рекомбинации. У разных видов сельскохозяйственных культур транслокации, дупликации и дефициты использовались для картирования локусов генов. И, наконец, в-третьих, aberrации приводят к изменению сцепленных признаков, что широко используется в селекционном процессе.

The importance of studying and obtaining various chromosomal aberrations in plants has several goals. First, it is the study of their role in evolution. Thus, the analysis of karyotypes of various species revealed a number of interesting facts about the plant world. It has been proven that individuals in natural populations are somewhat heterogeneous cytologically and genetically. Even if in some cases the genes are identical, they may be located differently in the segments of the chromosomes. These changes have an important impact on the evolution of species. Observation of the chromosomal organization and different karyotypes in individuals, species, genera, and major systematic groups indicates that chromosomal aberrations are involved in the process of evolution. One of the most common causes is a change in the order of genes as a result of chromosomal aberrations. Mutual translocations, along with alternative chromosome segregation, ensure the preservation of heterozygosity and prevent the expression of lethal genes. Duplications ensure the preservation of genes present in a single set, while inversions prevent the fusion of homologous sections of chromosomes, thereby preventing their crossing. Secondly, chromosomal aberrations are very important in genetic analysis. Thus, translocated strains of corn were used to demonstrate that cytological exchange of parts of chromosomes leads to genetic recombination. Translocations, duplications, and deficits have been used to map gene loci in different types of crops. And, finally, thirdly, aberrations lead to a change in linked traits, which is widely used in the breeding process.

Ключевые слова: ХРОМОСОМНЫЕ АБЕРРАЦИИ, ГЕНОТИП, КАРИОТИП, МУТАЦИИ, СЕЛЕКЦИЯ

Keywords: CHROMOSOMAL ABERRATIONS, GENOTYPE, KARYOTYPE, MUTATIONS, SELECTION

<http://dx.doi.org/10.21515/1990-4665-210-007>

<http://ej.kubagro.ru/2025/06/pdf/07.pdf>

Введение. Как известно, число соматических и гаметных хромосом у каждого вида остается постоянным благодаря чрезвычайно точному митотическому и мейотическому делению клеток. В гомологичных хромосомах количество генов, их типы и последовательность идентичны друг другу. В некоторых случаях происходят изменения в количестве и структуре хромосом, эти изменения называются *хромосомными aberrациями* или вариациями. Хромосомные aberrации могут быть наследуемыми или ненаследуемыми, что определяется либо изменениями в генотипе, либо только окружающей среды.

Наследуемые вариации передаются от родителей к потомству. Эта aberrация возникает двумя способами: изменением структуры и изменением количества хромосом. С помощью численной вариации было выведено несколько новых видов и сортов сельскохозяйственных культур, например, тритикале и рафанобрассики — межродового гибрида редьки (*Raphanus*) и капусты (*Brassica*), выведенного в 1924 г. отечественным генетиком и селекционером Георгием Дмитриевичем Карпеченко.

Геномная мутация — это мутация, при которой происходят количественные изменения в хромосомах или в их количестве, то есть количественные хромосомные aberrации. Вариации в количестве хромосом возникают из-за ошибок, происходящих в мейозе или митозе. Число хромосом в ядрах клеток определяет их ploидность. Минимальное их количество, функционирующее как целостная система, называется основным набором хромосом. Число хромосом, присутствующих в гамете, образованной диплоидной клеткой, называется гаплоидным (n). Набор хромосом, присутствующий попарно в соматических клетках, называются диплоидными ($2n$).

Обсуждение. У одного и того же биологического вида количество хромосом сохраняется из поколения в поколение, однако некоторые мутации приводят к изменению их количества хромосом в соматических клет-

ках и приводит к возникновению полиплоидии. Изменение числа хромосом включает в себя добавление или удаление отдельных хромосом или полного их набора. С помощью генной инженерии в культурные виды были внесены гены, отвечающие за устойчивость к насекомым-вредителям и болезням, например, в пшеницу были внедрены гены от диких сородичей, устойчивых к стеблевой ржавчине.

Схемы возможных геномных мутаций отражены на рисунке 1.

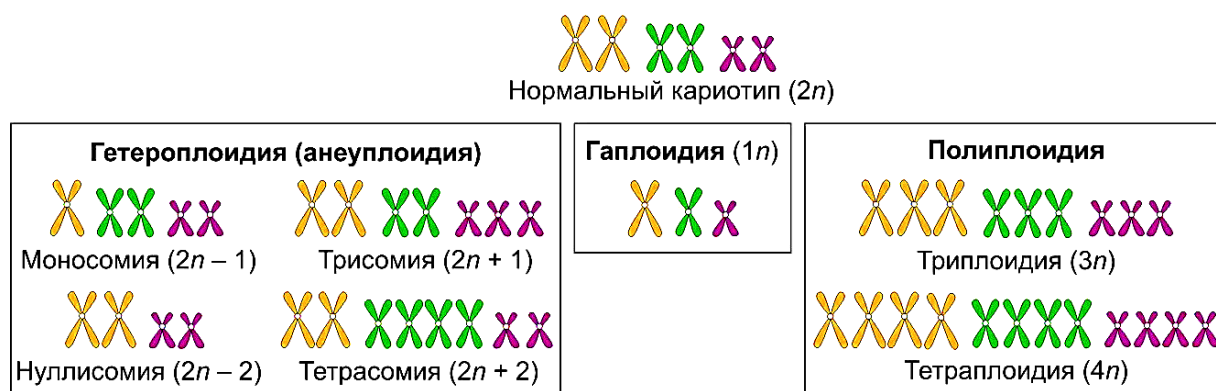


Рисунок 1 — Схемы геномных мутаций

Вариации в количестве хромосом бывают двух основных типов: изменения в количестве одной или нескольких хромосом в наборе, приводящие к *анеуплоидии*, а также изменения в целых наборах хромосом, приводящие к *эуплоидии*. Явление анеуплоидии (от др.-греч. ἀν- — отрицательная приставка + εἶ — «полностью» + πλόος — «кратный» + εἶδος — «вид») было открыто американским генетиком Кэлвином Бриджесом у дрозофилы (1916) с помощью генетического анализа и позднее подтверждено цитогенетически [3].

Причинами анеуплоидии являются: 1) отсутствие дизъюнкции — состояния, когда одна или несколько пар гомологичных хромосом не расходятся во время анафазы мейоза I. Из-за неравномерного распределения хромосом на полюсах одна дочерняя клетка получает одну или несколько дополнительных хромосом, в то время как в другой дочерней клетке —

они отсутствуют, образуя соответствующие гаметы. При слиянии гамет с дополнительными хромосомами с нормальными гаплоидными гаметами происходит образование гиперплоидных организмов.

Когда же гамета, в которой отсутствует одна или несколько хромосом, сливается с нормальной (n), то возникает гипоплоидия; 2) отсутствие ориентации одного или нескольких бивалентов в метафазе мейоза-I; 3) потеря отдельной хромосомы при мейозе или митозе; 4) нарушения в расхождении хромосом во время мейоза при полиплоидии, приводящие к анеуплоидии; 5) многополюсный митоз с неравномерным распределением хромосом в дочерних клетках.

К типам анеуплоидии относятся: 1) *гипоплоидия* (делеция одной или двух хромосом из одной или двух разных пар); 2) *моносомия* ($2n-1$); 3) *ди-моносомия* ($2n-1-1$); 4) *нуллисомия* ($2n-2$); 5) *гипоплоидия* (добавление одной или двух хромосом к одной или двум разным парам; 6) *трисомия* ($2n+1$); *дитрисомия* ($2n+1+1$) с двумя дополнительными негомологичными хромосомами) и *тетрасомия* ($2n+2$) (рисунок 2).

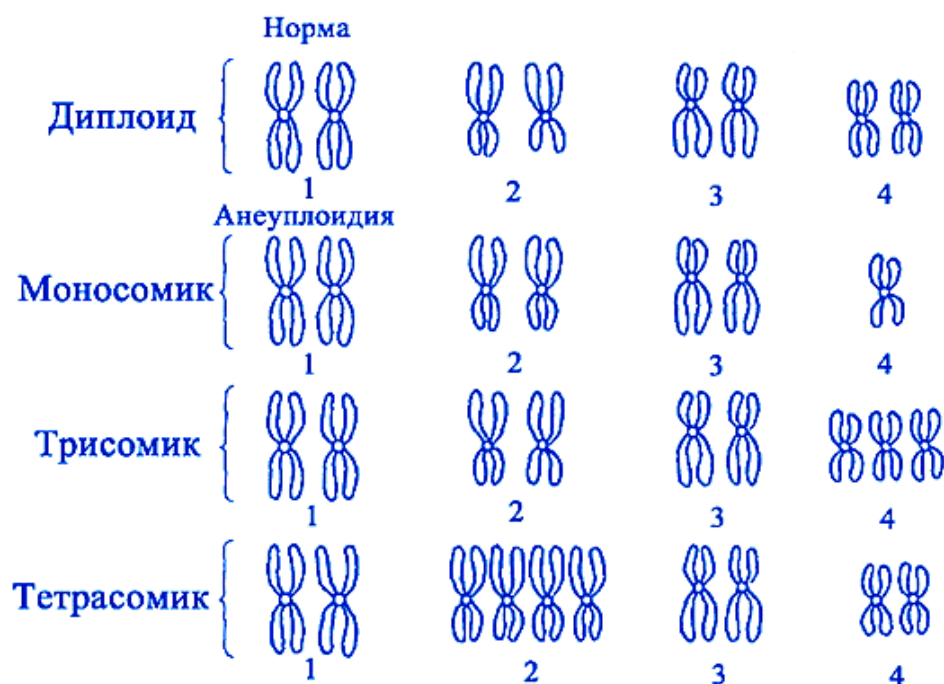


Рисунок 2 — Некоторые типы анеуплоидии

Моносомия ($2n-1$) — это результат потери одной копии хромосомы из диплоидного набора. Диплоидная клетка, в которой отсутствует одна хромосома, является моносомной. А если в ней отсутствуют две негомоллогичные хромосомы, то она называется дважды моносомной.

У большинства диплоидных организмов потеря одной гомологичной хромосомы из пары является губительной. У людей, например, моносомия по любой аутосоме приводит к летальному исходу. Кроме того, моносомия по X-хромосоме приводит к летальному исходу, однако есть несколько жизнеспособных случаев. Например, синдром Тернера;

Нуллисомия ($2n-2$) — это результат потери пары хромосом из диплоидного набора. В этом случае у диплоидного организма отсутствует пара гомологичных хромосом. Как правило, это смертельно опасно для организма, хотя, например, существуют нуллисомики у пшеницы;

Трисомия ($2n+1$) — явление, когда у организма присутствует одна дополнительная хромосома в дополнение к диплоидному набору. При нормальном мейозе-I бивалентная (или гомологичная) хромосомная пара разделяется и переходит в каждое из дочерних ядер. Но очень редко одна пара хромосом не разделяется и в итоге перемещается к одному из полюсов, так что половина дочерних клеток получает дополнительную хромосому, а другая половина — теряет одну.

Таким образом, образуются гаметы ($n+1$) и ($n-1$). Когда гамета $n+1$ сливается с нормальной гаметой, то получается трисомный организм. Например, синдром Дауна у человека — трисомия 21 из-за дополнительной 21-ой хромосомы;

Тетрасомия ($2n+2$) — явление, когда у организма, имеется одна дополнительная пара хромосом к диплоидному набору.

Примером анеуплоидии является получение гомозиготных линий, использующихся в селекционной программе, например, для получения двойных гаплоидных инбредных линий у кукурузы. Гаплоидные формы

были успешно использованы в селекции ячменя для выведения сортов, устойчивых к мучнистой росе, вирусу желтой мозаики и другим заболеваниям. Гаплоиды — это растения, у которых содержится гапетное число хромосом (n).

Они могут возникать спонтанно в природе или в результате различных методов индукции. Спонтанное развитие гаплоидных растений известно с 1922 г., когда американский ботаник Альберт Блейкли впервые описал это явление у дурмана обыкновенного *Datura stramonium*. Впоследствии за этим последовали аналогичные сообщения для табака (*Nicotiana tabacum*), пшеницы (*Triticum aestivum*) и ряда других видов [2, 4].

Однако спонтанное возникновение является редким событием и поэтому имеет ограниченную практическую ценность. Потенциал гаплоидии для селекции растений возник 60 лет тому назад с момента введения технологии образования гаплоидных эмбрионов из культуры пыльников дурмана *in vitro*, за которым последовало успешное получение гаплоидов *in vitro* в табаке.

С тех пор было предпринято множество попыток, в результате которых были опубликованы исследования для более чем 250 видов растений, принадлежащих почти ко всем семействам растительного царства [6].

Фактически, при оптимальных условиях диплоиды регулярно использовались в селекции в течение нескольких десятилетий, хотя их общее использование все еще ограничено избранными видами. Этому есть несколько причин. Они могут быть классифицированы как биологические, основанные на статусе растения (однолетние, двухгодичные, многолетние, аутогамные, аллогамные, вегетативно размножающиеся) и морфологии цветка. У кукурузы были выведены очень перспективные инбредные линии. У сахарного тростника — гаплоид с высоким содержанием сахара. У рапса (*Brassica napus*) — двойной гаплоид с низким содержанием вредной эруковой кислоты и глюкозинолата.

Эуплоидия, относящаяся к количественным изменениям во всем геноме, подразделяется на две разновидности: 1) гаплоидию, включая моноплоидию и 2) полиплоидию.

Явление, связанное с наличием более двух геномов у особи, известно, как полиплоидия (от греч. πολύπλοος – «многократный» + εἶδος – «вид»). Подсчитано, что около трети видов цветковых растений являются полиплоидами. У диких видов травянистых растений полиплоидия достигает 70 %. Полиплоидия бывает двух типов: 1) аутополиплоидия и 2) аллополиплоидия (от греч. állos – «другой» + polýploos – «многократный»).

Аутополиплоидия возникает, когда у организма имеется более двух наборов хромосом, принадлежащих к одному и тому же родительскому виду. Аллополиплоидия, с другой стороны, возникает, когда особь имеет более двух копий, принадлежащих родительским формам разных видов (рисунок 3).

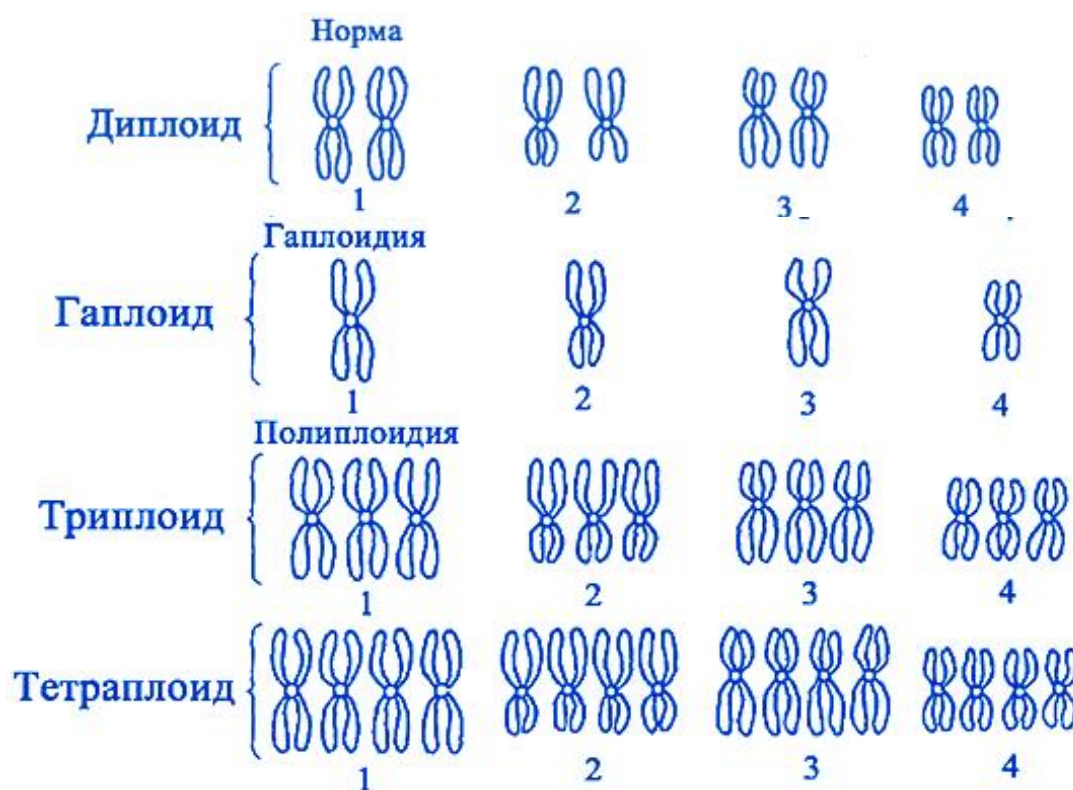


Рисунок 3 — Виды эуплоидии

Видами эуплоидии являются:

1) *моно- или гаплоидия* — это потеря одного полного набора хромосом у диплоидной клетки. Общее количество генетического материала в гаплоидной клетке или прокариотическом организме называется геномом. Моноплоидные или гаплоидные организмы содержат в своих клетках один геном (n), как, например, вирусы и бактерии.

Большинство низших растений, особенно таллофиты и мохообразные, существуют в моноплоидной форме. У высших растений гаплоидность развивается в результате партеногенеза. Гаплоидные растения обычно слабее и меньше диплоидных, но, например, гаплоиды перца такие же растения, как и обычные диплоиды. Листья у гаплоидных растений, как правило, мелкие, а сами растения имеют низкую жизнеспособность; 2) *полиплоидия* — это состояние, при котором в диплоидной клетке добавляется один или несколько полных наборов хромосом. При этом возникает неспособность хромосомных наборов разделяться во время митоза или мейоза, в результате чего в клетке присутствует более двух наборов хромосом.

Полиплоидия встречается чаще и иногда приводит к появлению новых видов растений с более высокой урожайностью. Например, существует ряд важных сельскохозяйственных культур, таких как пшеница, овес, хлопок, картофель и сахарный тростник, которые являются полиплоидами. Полиплоидия может способствовать появлению новых генов.

Новые гены могут возникать благодаря дополнительным копиям без нарушения их первоначальной функции, поскольку другие дублирующие копии по-прежнему будут выполнять эту функцию. Наличие дополнительных копий также может способствовать установлению самосовместимости у тех видов, у которых она отсутствует.

Таким образом, полиплоидия имеет большое значение для развития таксономических рядов. Выведенные таким образом сорта очень важны для производства сельскохозяйственной продукции. Установлено, что по-

липлоиды обладают большей способностью к размножению. Они более приспособляемы, и их географическое распространение максимально. Индуцированная полиплоидия имеет важное практическое применение. С ее помощью можно получить устойчивые к болезням растения с желаемыми качествами. Полиплоиды крупнее, дают крупные семена и плоды, обладают признаками гигантизма и более жизнеспособны. В частности, тетраплоиды представляют ценность для садоводства благодаря крупным размерам цветков и плодов.

Наиболее важным применением полиплоидии является преодоление или устранение бесплодия гибридов, полученных в результате гибридизации или отдаленного скрещивания, межвидового или межродового, поскольку в F_1 не происходит оплодотворения, а образующиеся гаметы являются аномальными. При удвоении числа хромосом в F_1 получают аллотетраплоиды, которые являются плодовитыми.

Из-за большего количества генов полиплоидные организмы обладают более высоким потенциалом изменчивости, возникающей в результате мутаций. Структурные изменения в хромосомах также, вероятно, происходят чаще у полиплоидов, чем у диплоидов, и в результате скрещивания с другими видами, вероятно, возникает более высокая изменчивость.

Одним из преимуществ аллополиплоидии является то, что она может обеспечить механизм для создания новых видов. Это связано с тем, что гибридное потомство может быть бесплодным, но всё равно способно к бесполому размножению. Со временем мутации и генетический дрейф могут привести к созданию нового вида.

Как у растений, так и у животных наличие бесполого размножения связано с полиплоидией. Бесполое размножение аллополиплоидов было бы не так плохо, как самооплодотворение диплоидов, потому что у них есть генетическое разнообразие, и, следовательно, у их потомства все равно

был бы шанс на гетерозиготность. Самоопыление создает аналогичную проблему для аутополиплоидов, как и для диплоидов.

Считается, что у аутополиплоидов последствия самоопыления даже хуже, чем у диплоидов. Это связано с тем, что у них содержатся аллели, которые являются копиями друг друга, что повышает риск распространения вредных мутаций и снижает вариабельность внутри популяции. Однако аутополиплоиды все равно могут способствовать образованию новых генов. На самом деле, это может быть даже более важно, чем в случае с аллополиплоидами, поскольку гены в аутополиплоидах в любом случае являются гомозиготными, поэтому им лучше стать новыми генами.

Организм с тремя наборами хромосом называется триплоидом, с четырьмя — тетраплоидом, с пятью — пентаплоидом и т. д. Причинами возникновения полиплоидии являются: действие ионизирующего излучения, различные травмы, действие химических мутагенов (колхицин, 8-гидроксихинолин, ацетофенон, закись азота, гранозан, хлороформ, хоралгидрат, некоторые алкалоиды).

Типами полиплоидии являются *аутоплоидия* и *аллополиплоидия*. Аутополиплоидия — состояние, при котором отдельный организм содержит более двух наборов одного и того же генома (то есть гомологичных хромосом). Когда при мейозе образуется нередуцированная диплоидная гамета ($2n$), которая может слиться с нормальной гаплоидной гаметой (n), то появляется триплоидное потомство. Слияние двух нередуцированных гамет ($2n+2n$) приводит к образованию аутотетраплоида. Триплоиды могут также возникать от скрещивания диплоидов и тетраплоидов.

Еще один источник — отсутствие веретена при митозе, что вызывает прямое удвоение соматических хромосом и ведет к появлению полиплоидной клетки. От удвоенной клетки могут образовываться клетки с набором $4n$, $6n$ или $8n$, а затем они образуют полиплоидные части растений, которые имеют набор $2n$, $3n$ или $4n$. Аутополиплоиды имеют набор всегда го-

мологичных друг другу хромосом. Хризантема (*Chrysanthemum*), лютик (чистяк) весенний (*Ranunculus ficaria*), гиацинт восточный (*Hyacinthus orientalis*) и некоторые разновидности низких яблонь (*Malus pumila*) сорта Пепин шафранный — представители именно этого типа полиплоидов.

Благодаря искусственно вызванной аутополиплоидии появились более сильные и выносливые разновидности культивируемых растений, таких, как помидоры и сахарная свекла. Неспособность всех хромосом к разделению во время мейоза приводит к образованию диплоидных гамет, которые при оплодотворении гаплоидной гаметой дают зиготу с тремя наборами хромосом. Оплодотворение яйцеклетки двумя сперматозоидами приводит к образованию триплоидной зиготы. Триплоиды могут быть получены экспериментальным путем при скрещивании диплоидов с тетраплоидами.

Такие аутополиплоидные растения, как, например, банан, виноград, сахарная свекла, томат, арбуз, календула, кукуруза, львиный зев и т. д., более урожайны, выносливы, крупны и устойчивы к болезням.

Аутотетраплоиды более распространены в природе, чем аутотриплоиды, так как содержат четное число хромосом и дают генетически сбалансированное потомство. Они могут быть получены экспериментальным путем из диплоидных клеток путем теплового или холодового шока, а также при обработки соматических клеток колхицином. Если хромосомы диплоидной клетки подвергаются репликации, но клетка не делится, это приводит к удвоению числа хромосом.

Как правило, полиплоиды с четным числом хромосом, такие как тетраплоиды и гексаплоиды, достаточно стабильны и выживают в популяции, в то время как полиплоиды с нечетным числом хромосом (например, триплоиды) менее жизнеспособны и погибают либо на стадии образования завязи (зигот), либо становятся бесплодными. В результате многие полипло-

иды, встречающиеся в природе, обычно содержат кратное количество пар хромосом.

Как правило, аутополиплоидия приводит к увеличению размеров, жизнеспособности и силы и часто к более крупным размерам, чем у диплоидных особей. Пыльцевые зерна, замыкающие клетки устьиц и паренхима ксилемы у аутоплоидных растений крупнее, чем у диплоидных. У аутополиплоидов, как правило, снижена фертильность из-за большого количества нарушений во время мейоза, что вызывает генетический дисбаланс, приводящий к физиологическим нарушениям.

Примеров естественной полиплоидии в природе множество. Они также выводятся для различных целей, включая аквакультуру и сельское хозяйство. Примерами в сельскохозяйственном секторе являются аутополиплоиды, такие как люцерна и картофель, и аллополиплоиды, такие как пшеница и кофе. В некоторых случаях в родословной некоторых видов есть свидетельства полиплоидии, например, у сои и капусты (палеополиплоиды).

Полиплоиды обычно обладают некоторыми преимуществами, такими как повышенная устойчивость к засухе, вредителям, больший размер органов и биомассы. Это дает полиплоидам возможность расширить свой ареал и освоить новые ниши. Так, бананы относятся к известным бесплодным полиплоидам, плоды которых развиваются партенокарпически — развитием завязи цветка (яйцеклетки) без опыления, т. е. оплодотворения. Следовательно, плоды, развившиеся таким образом, обычно не имеют семян.

Некоторые бессемянные плоды происходят от бесплодных триплоидных растений, родителями которых были соответственно тетраплоидные ($4n$) и диплоидные ($2n$) формы. Однако культивируемый банан *Musa paradisiaca* является триплоидным гибридом двух диплоидных азиатских видов *M. acuminata* и *M. balbisiana*.

Каждый локус в геноме аутополиплоидов является гомозиготным, поскольку они возникают в результате дупликации. С другой стороны, у аллополиплоидов в различной степени проявляется гетерозиготность в зависимости от родительских геномов. Аллополиплоиды производят более разнообразный набор гамет из-за аллельного разнообразия, которым они обладают.

Обычно аутополиплоиды размножаются вегетативным путем. Цветков и плодов на одном аутополиплоидном растении обычно меньше, чем у диплоидов. Аутополиплоидия гораздо успешнее протекает у видов с небольшим числом хромосом, а также и у перекрестно опыляемых видов. Она используется в садоводстве (яблоки, груши, бананы, виноград, апельсины) и декоративном цветоводстве (розы, георгины), а также для получения растений без семян.

Аллополиплоидия — это состояние, возникающее в результате гибридизации двух генетически различных видов с последующим удвоением числа хромосом. При образовании аллополиплоидов исходные родительские виды не обязательно должны иметь одинаковое количество хромосом, чтобы образовался полиплоид. Даже если количество хромосом не совпадает, аллополиплоидные гибриды все равно образуются.

Например, гибридизация между видом X с набором хромосом AA и видом Y с набором хромосом BB приводит к появлению гибридного вида XY с набором хромосом AB. При удвоении набора гибридных хромосом у полученных особей будет набор хромосом AABB, что называется аллополиплоидией. Как правило, гибриды с набором хромосом AB бесплодны, но если удвоить количество хромосом (AABB), то полученные аллополиплоиды (амфидиплоиды) будут плодовитыми, так как смогут производить гаметы.

Как уже упоминалось ранее, Г. Д. Карпеченко провел эксперимент по полиплоидии у редьки (*Raphanus sativus*) ($2n=18$) и капусте (*Brassica*

oleracea) ($2n=18$) путем межродового скрещивания. Эти виды близки друг другу и принадлежат к одному семейству крестоцветных (*Cruciferae*), представителем которого является и горчица. Гибрид (*Raphanobrassica*) У этого растения корни напоминали капустные, а листья были как у редьки.

Когда его хромосомный набор был искусственным путем удвоен с помощью колхицина, то получили уже фертильный, способный к размножению, аллополиплоид с 36 хромосомами. но, к сожалению, он не имел экономической ценности. Однако на его примере удалось продемонстрировать принцип образования плодовых межвидовых и межродовых гибридов.

По меньшей мере половина из природных полиплоидов — аллополиплоиды, например культурная пшеница. Она имеет 42 хромосомы, представляющие полный диплоидный набор из 14 хромосом от каждого из трех предков. Схема аллополиплоидного видообразования сливы приведена на рисунке 4.

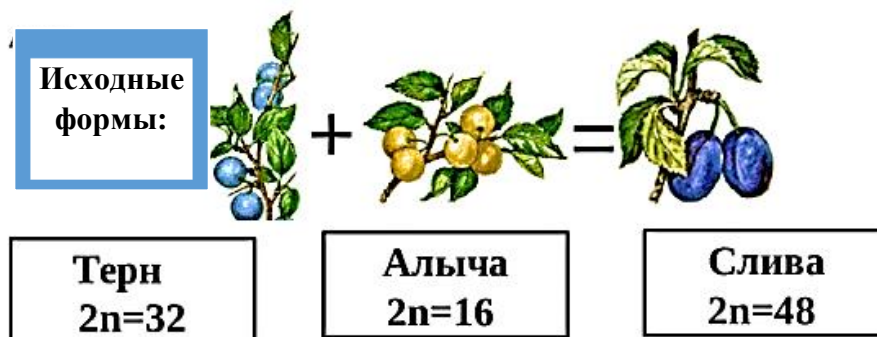


Рисунок 4 — Схема механизма аллополиплоидного видообразования

Аллополиплоидия также может обеспечить преимущество с точки зрения генетического разнообразия. Благодаря объединению генетического материала двух или более разных видов аллополиплоидия может создать организм с более широким спектром признаков и способностей. Однако это может приводить к проблемам с экспрессией и регуляцией генов. Это связано с тем, что разные наборы хромосом могут быть несовместимы, что приводит к аномалиям или проблемам в развитии.

Другими типами хромосомных мутаций являются *инверсия* и *транслокация*. Если сегмент хромосомы ориентирован в обратном направлении, это называется *инверсией* (от лат. *inversio* — «переворачивание», «перестановка»). Виды и экотипы часто дифференцируются по хромосомным перестройкам, таким как смещения и инверсии. Последние были впервые обнаружены американским генетиком Альфредом Стертевантом (1921) при сравнении карт генетических связей близкородственных мух-дрозофил.

Для возникновения такой мутации в хромосоме должно произойти два разрыва. Сегмент поворачивается на 180° и вставляется между разрывами. В результате линейный порядок генов становится противоположным по сравнению с исходным гомологичным сегментом. Например, исходный порядок расположения генов в сегменте хромосомы — ABCDE. Если произошла инверсия между B и D (то есть в сегменте BCD), то порядок расположения генов в инвертированном сегменте изменится на ADCBE.

Инверсия может быть двух типов: пара- и перичентрической. Если инвертированный сегмент не содержит центромеру (участок хромосомы, связывающий сестринские хроматиды), то это — *парацентрическая* инверсией, а если содержит, то — *перичентрическая*.

Транслокация — это интеграция сегмента одной хромосомы в другое место. Существует три основных типа транслокации — простая, реципрокная и сдвиговая. Простая транслокация представляет собой присоединение небольшого концевой сегмента хромосомы к концу гомологичной хромосомы или к негомологичной хромосоме. Это присоединение вовсе не является слиянием. При реципрокной транслокации разрыв происходит в двух негомологичных хромосомах, после чего разорванный сегмент соединяется с неправильными партнерами. Сдвиговая транслокация требует, как минимум, трех разрывов в хромосоме. Среди них наиболее распространены реципрокная и сдвиговая транслокации.

Было изучено влияние химических мутагенов на индукцию митотических хромосомных aberrаций у двух видов лука —диплоидного репчатого (*Allium sera*) и тетраплоидного виноградникового (*Allium vineale*). Все мутагены оказались эффективными в индукции хромосомных aberrаций у обоих видов. У тетраплоидных видов митотические нарушения были более выраженными, чем у диплоидных. Было установлено, что все типы химических мутагенов эффективны для индукции хромосомных aberrаций, но хромосомные aberrации усиливаются под воздействием этилметилсульфоната по сравнению с другими химическими мутагенами [5].

Для визуализации хромосом используются различные методы бэндинга. Наиболее часто используемый метод — это брэндинг Гимзы или G-бэндинг, который выявляет определенный рисунок в виде темных и светлых полосок у каждой хромосомы. В свою очередь, C-бэндинг (то есть дифференциальное окрашивание хромосом) позволяет выделить гетерохроматин, находящийся вблизи центромер. Используемая также NOR-окраска (англ. nucleolar organizer regions — «ядрышкообразующие районы») визуализирует соответствующие области спутников и их нитей акроцентрических хромосом в области их коротких плеч.

460 полиплоидных образцов пшеницы и 39 форм тритикале из 37 стран Европы, Азии и США были исследованы методом C-бэндинга) для обнаружения транслокаций. Хромосомные перестройки были обнаружены у 70 из 208 образцов тетраплоидной пшеницы, у 69 из 252 образцов гексаплоидной пшеницы и у 3 из 39 форм тритикале. Всего в изученном материале было выявлено 58 типов основных хромосомных перестроек; а также 11 дополнительных типов транслокаций, описанных рядом других авторов.

Также были отмечены шесть хромосомных модификаций неизвестного происхождения. Среди всех хромосомных aberrаций, выявленных у пшеницы, наиболее распространенным типом (39) были одиночные транс-

локации, за которыми следовали множественные перестройки (9 типов), перицентрические инверсии (9 типов) и парацентрические инверсии (3 типа).

Большинство транслокаций было обнаружено у одного или двух образцов, и только 11 вариантов имели относительно высокую частоту или были обнаружены у сортов пшеницы разного происхождения или разных видов. Высокая частота некоторых транслокаций с очень ограниченным распространением может быть обусловлена «эффектом бутылочного горлышка». Другие типы, по-видимому, возникают независимо, и их широкое распространение может быть результатом селективных преимуществ измененных генотипов в различных условиях окружающей среды.

Были обнаружены значительные географические различия в спектрах и частотах транслокаций у пшеницы: наибольшая доля реорганизованных генотипов была обнаружена в Центральной Азии, на Ближнем Востоке, в Северной Африке и во Франции. Низкая доля абберрантных генотипов была характерна для тетраплоидной пшеницы из Закавказья и гексаплоидной пшеницы из Средней Азии и Восточной Европы [1].

Гаплоиды были обнаружены у 152 видов покрытосеменных растений, относящихся к 75 родам и 33 семействам. Они характеризуются уменьшенным размером клеток и органов. Технология получения удвоенной гаплоидии (DH) позволяет получать полностью гомозиготные растения в одном поколении, что выгодно для ускорения селекционного процесса и выведения новых элитных сортов.

Аутоплоидия DH-линии также широко используются для создания картирующих популяций для генетических исследований различных признаков. Полученные на их основе популяции являются важным инструментом в селекционных программах и генетических исследованиях сельскохозяйственных культур и повсеместно используются для селекции и улучшения сельскохозяйственных культур.

Для получения ДН-растений необходимо выполнить несколько этапов, среди которых наиболее важными являются: индукция гаплоидии и удвоение хромосом для восстановления диплоидного состояния генома. Каждый из этих этапов влияет на успешное получение ДН-линий и, таким образом, может напрямую влиять на последующий процесс развития популяции для картирования количественных признаков и/или генов или выведения улучшенных сортов сельскохозяйственных культур.

Широкая гибридизация — еще один метод индукции гаплоидности, впервые использованный у ячменя обыкновенного (*Hordeum vulgare*) с помощью межвидового скрещивания с ячменем луковичным (*Hordeum bulbosum*).

Чтобы удовлетворить растущий спрос населения мира к 2050 г. необходимо, как минимум в 2 раза, удвоить производство основных сельскохозяйственных культур. Мягкая пшеница (*Triticum aestivum*) — одна из них. Для решения задачи устойчивого производства необходимо ускорить селекцию, что позволит создать сорта пшеницы, обладающие достаточно высоким потенциалом урожайности в сочетании с повышенной устойчивостью к биотическим и абиотическим стрессам.

Таким образом, внедрение технологии ДН в программы селекции пшеницы имеет первостепенное значение для сокращения циклов селекции и ускорения вывода улучшенных сортов. Для получения ДН-растений у пшеницы было применено несколько подходов к индукции гаплоидности. Культура пыльников *in vitro* (андрогенез или культура микроспор) успешно используется для индукции гаплоидности, получения ДН-растений и разработки новых сортов.

Однако у этого метода имеется и ряд недостатков, одним из которых является низкая эффективность получения гаплоидных растений из микроспор и большое количество растений-«альбиносов», у которых отсутствует хлорофилл.

Выводы. Источником для селекции растений являются их вариации. Наследственные и желательные вариации возникают в природе в результате мутаций, полиплоидии, рекомбинации и хромосомных aberrаций. Диплоидное растение имеет два набора хромосом, но любой организм, у которого количество наборов хромосом увеличено вдвое, называется полиплоидом.

Наблюдение за хромосомной организацией и различными кариотипами у отдельных особей, видов, родов и основных систематических групп указывает на то, что хромосомные aberrации участвуют в процессе эволюции. Одной из наиболее частых причин эволюции является изменение порядка генов в результате хромосомных aberrаций.

Таким образом, хромосомные aberrации играют важную роль в эволюции, поскольку они создают вариации в естественной популяции. Считается, что полиплоидия является механизмом возникновения новых видов. Как правило, виды с большим количеством хромосом считаются более развитыми с точки зрения эволюции, чем виды с меньшим количеством. У любого организма, у которого значительно увеличено количество хромосом, также увеличиваются генетические различия. Это связано с увеличением количества генов в хромосомах.

Список литературы:

1. Badaeva ED, Dedkova OS, Gay G, Pukhalskyi VA, Zelenin AV, Bernard S, Bernard M Chromosomal rearrangements in wheat: their types and distribution. *Genome*. 2007 Oct;50(10):907-926.
2. Blakeslee, A.F.; Belling, J.; Farnham, M.E. & Bergner, A.D. (1922). A haploid mutant in the Jimson weed, *Datura stramonium*. *Science*, Vol. 55, pp. 646-647.
3. Bridges C. Non-disjunction as Proof of the Chromosome Theory of Heredity. *Genetics* 1 (1916): 1–52 <https://doi.org/10.1093/genetics/1.1.1>
4. Forster, B.P.; Heberle-Bors, E.; Kasha, K.J. & Touraev, A. (2007). The resurgence of haploids in higher plants. *Trends in Plant Science*, Vol. 12, No. 8, (July 2007), pp. 368-375
5. Hassan L., Ahmad S.D. Chromosomal Aberrations Induced by Chemical Mutagens in *Allium Pakistan Journal of Biological Sciences* Year: 2000 | Volume: 3 | Issue: 7 | Page No.: 1187-1189.

6. Maluszynska, J. (2003). Cytogenetic tests for ploidy level analyses – chromosome counting. In: Doubled Haploid Production in Crop Plants: A Manual, Maluszynski, M., Kasha, K.J., Forster, B.P. & Szarejko, I., pp. 391-395, Kluwer Academic Publishers.

References

1. Badaeva ED, Dedkova OS, Gay G, Pukhalskyi VA, Zelenin AV, Bernard S, Bernard M Chromosomal rearrangements in wheat: their types and distribution. *Genome*. 2007 Oct;50(10):907-926.
2. Blakeslee, A.F.; Belling, J.; Farnham, M.E. & Bergner, A.D. (1922). A haploid mutant in the Jimson weed, *Datura stramonium*. *Science*, Vol. 55, pp. 646-647.
3. Bridges C. Non-disjunction as Proof of the Chromosome Theory of Heredity. *Genetics* 1 (1916): 1–52. Bridges C. Non-disjunction as Proof of the Chromosome Theory of Heredity. *Genetics* 1 (1916): 1–52 <https://doi.org/10.1093/genetics/1.1.1>
4. Forster, B.P.; Heberle-Bors, E.; Kasha, K.J. & Touraev, A. (2007). The resurgence of haploids in higher plants. *Trends in Plant Science*, Vol. 12, No. 8, (July 2007), pp. 368-375.
5. Hassan L., Ahmad S.D. Chromosomal Aberrations Induced by Chemical Mutagens in *Allium Pakistan Journal of Biological Sciences* Year: 2000 | Volume: 3 | Issue: 7 | Page No.: 1187-1189.
6. Maluszynska, J. (2003). Cytogenetic tests for ploidy level analyses – chromosome counting. In: Doubled Haploid Production in Crop Plants: A Manual, Maluszynski, M., Kasha, K.J., Forster, B.P. & Szarejko, I., pp. 391-395, Kluwer Academic Publishers.