

## KARYOTYPIC RACE KIEV IN THE RIGHT DNEIPER BASIN (BELARUS): POLYMORPHISM AND CONTACT WITH OTHER RACES OF *SOEX ARANEUS*

**Aims.** To describe the of chromosomal polymorphism of karyotypic race Kiev and its contact zones with other races karyological analysis of common shrews in the right Dnieper basin (Belarus) was carried out.

**Methods.** Chromosomes of common shrews collected in 11 points were identified by the G-pattern. **Results.** The northeastern part of the Kiev race area is located between rivers Pripyat and Berezina. Along the river Ptich race Kiev borders and contacts with race Bialowieza and in Bragino vic. – with race Neroosa. The frequency of diagnostic metacentrics in the studied populations of races Kiev, Bialowieza, and Neroosa was lower than in populations of the same races in the main parts of their ranges. **Conclusions.** Probably, the observed polymorphism in populations in the right Dnieper basin is resulted by a spread of the diagnostic chromosomes of the Kiev, Bialowieza, and Neroosa races in populations with acrocentric karyotype which lived in this territory in the Pleistocene.

**Key words:** karyotypic races, *Sorex araneus*, Rb fusions, polymorphism.

### ЛЕВИТЕС Е.В., КИРИКОВИЧ С.С.

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук  
Россия, 630090, г. Новосибирск, пр-кт Лаврентьева, 10, e-mail: levites@bionet.nsc.ru

## МЕНДЕЛЕВСКОЕ НАСЛЕДОВАНИЕ В ПОЛОВЫХ ПОТОМСТВАХ

Проявление открытых Г. Менделем законов наследования обеспечивается двумя комбинаторными процессами, первый из которых заключается в уменьшении числа наследственных факторов при образовании половых клеток (гамет), а второй – в объединении наследственных факторов при случайной встрече мужских и женских гамет [1]. Уменьшение числа наследственных факторов, происходящее благодаря уменьшению числа хромосом в ходе мейоза, осуществляется случайным равновероятным образом, который можно обозначить как мейотический комбинаторный процесс. Второй комбинаторный процесс, обеспечиваемый случайной встречей гамет, можно обозначить как презиготический.

Мейотический комбинаторный процесс имеет место и при агамоспермном (апомиктическом, субполовом) способе семенной репродукции растений, осуществляемом без объединения геномов гамет. Развивающееся из яйцеклеток агамоспермное потомство полиморфно, если материнское растение было гетерозиготно по генам, контролирующим маркерные признаки [2, 3].

Однако обнаружение полиморфизма в агамоспермных потомствах, образующихся из соматических клеток путем митотической агамоспермии [4], позволило сделать вывод о су-

ществовании еще одного комбинаторного процесса, не связанного с изменением числа хромосом в клетке. Была предложена гипотеза, заключающаяся в том, что этот комбинаторный процесс обеспечивается политением хромосом в клетках материнского растения и случайной, равновероятной потерей (диминуцией) избытка хроматина клеткой, вступившей в эмбриогенез [5].

Известно, что политения возможна не только в соматических клетках, но и в различных клетках зародышевого мешка [6–8]. Более того, было показано, что соотношение фенотипических классов в агамоспермных потомствах может определяться уровнем политении, возникающей в зрелой яйцеклетке при отсутствии опыления и перед её вступлением в эмбриогенез [9]. Вступление таких яйцеклеток в эмбриогенез сопряжено с диминуцией (потерей) избытка хроматина, которая происходит случайным равновероятным образом, т.е. комбинаторным путем. Этот комбинаторный процесс, обеспечиваемый как наличием множества копий хроматид (или отдельных участков хроматид), так и перекрестом, между хромосомами, был обозначен нами как *постмейотический апозиготический* [9]. Соотношение фенотипов в агамоспермном потомстве представляет в данном случае результат суммирования двух комбинатор-

ных процессов: мейотического, дающего определенные соотношения генотипов яйцеклеток, и постмейотического, в результате которого класс яйцеклеток гетероаллельного (гетерозиготного) генотипа сегрегирует на три, из которых два представляют собой противоположные гомоаллельные классы, а один – гетероаллельный класс. Именно вследствие постмейотической сегрегации происходит значительное снижение доли гетероаллельного фенотипического класса алкогольдегидрогеназы. Соотношение феноти-

### Материалы и методы

В исследование были взяты семена и вегетирующие растения гибрида **RT**×**SB**, полученные от опыления растения № 19 красной столовой свеклы (**RT**) и пылью зеленого растения инбредной линии сахарной свеклы KWS-9с (**SB**). Растение столовой свеклы имело генотип *Gpi2-F/Gpi2-F* (сокращенно *FF*) и *Me1-F/Me1-F* (сокращенно *FF*) и, соответственно, быстромигрирующие изоферменты глюкозофосфатизомеразы (GPI2, Е.С. 5.3.1.9.) и малик-фермента (ME1, Е.С. 1.1.1.40.). Растение сахарной свеклы имело генотип *Gpi2-S/Gpi2-S* (сокращенно *SS*) и *Me1-S/Me1-S* (сокращенно *SS*) и, соответственно, медленномигрирующие изоферменты GPI2 и ME1.

Процесс гибридизации этих двух растений происходил в 2008 году путем свободного перекрестного опыления на изолированном участке, удаленном от каких-либо других цветущих растений свек-

### Результаты и обсуждение

У всех исследованных 37 гибридных семян **RT**×**SB**, завязавшихся на растении столовой свеклы, был выявлен гетерозиготный спектр GPI2. Но гетерозиготный спектр малик-фермента был выявлен только у 36 семян, поскольку у одного семени спектр малик-фермента был представлен только материнским изоферментом, имеющим быструю электрофоретическую подвижность (фенотип *FF*). Этот факт был объяснен тем, что яйцеклетка привнесла в зиготу аллель *Me1-F* с высоким уровнем полноты. Было предположено, что полноты аллеля *Me1-F* привела к диминуции, происходящей комбинаторным путём по законам гипергеометрического распределения вероятностей. В результате этого комбинаторного процесса привнесенный отцовский аллель *Me1-S* был замещен материнским аллелем *Me1-F*. Однако этот вывод требовал дополнительной проверки, поскольку фенотип, схожий с материнским, возможен не только при замещении отцовского аллеля, но и при его

пов в таком потомстве было следующим 67FF : 92FS : 68SS; оно достоверно ( $\chi^2 = 25.596$ ;  $P < 0.001$ ) отличалось от теоретического соотношения 3 : 8 : 3, характерного для агамоспермных потомств.

Обнаружение данного явления позволило предположить существование аналогичного комбинаторного процесса и при образовании полового потомства. Для решения этого вопроса было проведено данное исследование.

лы на расстояние не менее двух километров. Часть гибридного потомства анализировали на стадии семян, другую часть семян высевали в гидропонной теплице в феврале 2012 года, где проростки выращивались в течение трех месяцев. Фенотипы гибридных растений **RT**×**SB** определяли путем анализа изоферментов GPI2 и ME1 в листьях и черешках. В период выращивания гибридного потомства одно из растений зацвело. Это позволило определить не только его фенотип, но и генотип с помощью генетического анализа, исследуя семенное потомство, полученное от скрещивания его с тестерными растениями летом 2012 года.

Электрофоретический анализ фенотипов гибридных семян и вегетирующих растений **RT**×**SB**, а также полученного при анализирующих скрещиваниях семенного потомства проводили по описанным ранее методам [10]

инактивации. В случае инактивации одного из аллелей семя, напоминающее по своему фенотипу гомозиготу, на самом же деле является гетерозиготой, несущей нулевой аллель. Потеря активности аллеля ферментного локуса может происходить многими путями, поэтому инактивация не может быть веским доказательством комбинаторного процесса. Лишь гомозиготность семени (растения) по гену, контролирующему один маркерный фермент, при его гетерозиготности по второму маркеру, свидетельствующему о произошедшей гибридизации, может указывать на существование комбинаторного процесса. Выяснению этого вопроса и выбору между двумя возможными механизмами изменчивости была посвящена вторая часть работы, проведенная на вегетирующих растениях.

Из оставшейся партии семян гибрида **RT**×**SB** было выращено 40 растений, из которых у 38 на стадии двух месяцев был выявлен гибридный фенотип по малик-ферменту, а у 2 рас-

тений (№ 18 и № 28) фенотип по ME1 был сходен с гомозиготным материнским. Появление этих двух растений представляет собой нарушение закона единообразия гибридов первого поколения. Фенотипы по GPI2 в листьях двух-трехмесячных растений определялись нечетко.

После трех месяцев роста в гидропонной теплице растения были пересажены в открытый грунт для доращивания и последующей яровизации. Из двух растений, имевших материнский фенотип по ME1, одно зацвело без предварительной яровизации, что позволило проводить анализ его генотипа по потомству. Выявленный у данного растения фенотип по ME1 мог быть обусловлен либо генотипом FF, либо генотипом F0. Различить эти два возможных состояния можно, например, скрещиванием данного растения с тестерным растением генотипа SS. Если предположить, что исследуемое нами растение имеет генотип FF, то при скрещивании ♀SS × ♂FF должно образоваться единообразное потомство гетерозиготного фенотипа FS. Если же растение имеет генотип F0, то при тестерном скрещивании ♀SS × ♂F0 образуется потомство, состоящее из двух гено- и фенотипических классов: обычных гетерозигот FS и гетерозигот S0. Фенотип у гетерозигот S0 сходен с фенотипом SS.

Для проведения генетического анализа использовали тестерное растение (№ 12) генотипа *Me1-S/Me1-S*, *Gpi2-F/Gpi2-S*, которое было взято в качестве материнского. В полученном от

анализирующего скрещивания потомстве все исследованные 45 семян имели по мальк-ферменту фенотип гетерозигот *Me1-F/Me1-S*. Это указывало на то, что анализируемое растение № 18 имело гомозиготный генотип *Me1-F/Me1-F*. При исследовании этого же потомства по ферменту GPI2 в нем было выявлено три фенотипических класса в соотношении: 8FF : 25FS : 9SS (табл. 1), что указывало на гетерозиготность растения № 18 по гену *Gpi2*.

В эксперименте использовали еще одно тестерное растение (№ 11) генотипа *Me1-F/Me1-S*, *Gpi2-F/Gpi2-S*, также взятого в качестве материнского. При опылении данного растения пыльцой анализируемого растения № 18 в потомстве образовалось два фенотипических класса по ферменту ME1: 30FF : 20FS и три фенотипических класса по ферменту GPI2 17FF : 24FS : 13SS (табл. 1).

Суммируя результаты скрещиваний можно заключить, что анализируемое растение № 18 имело генотип *Me1-F/Me1-F*, *Gpi2-F/Gpi2-S*. Гетерозиготность по гену *Gpi2* указывает на то, что растение № 18 получено в результате гибридизации растения красной столовой свеклы с растением сахарной свеклы. Однако гомозиготность этого же растения по гену *Me1* указывает на специфический механизм изменчивости, а также на то, что появление гомозиготного фенотипа FF среди гетерозигот первого гибридного поколения не связано с замолканием (инактивацией) аллеля *Me1-S*.

Таблица 1. Анализ генотипа растения № 18 по потомству, полученному от скрещивания с тестерными растениями

♀ \ ♂	Фенотипы потомства растения № 18					
	ME1			GPI2		
	FF	FS	SS	FF	FS	SS
Тестер № 11 генотипа <i>Me1-FS; Gpi2-FS</i>	30	20	0	17	24	13
Тестер № 12 генотипа <i>Me1-SS; Gpi2-FS</i>	0	45	0	8	25	9

Полученные результаты указывают на то, что нарушение единообразия гибридов первого поколения обусловлено комбинаторным процессом, связанным с равновероятной диминуцией (потерей) избытка хроматина из вступившей в эмбриогенез клетки. Поскольку этот процесс выявлен в зиготе, его можно обозначить как *зиготический комбинаторный процесс*.

Полученные нами данные хорошо согласуются с известными результатами генетических исследований, проводимых на животных.

Так, например, экспериментально были получены мыши, унаследовавшие обе копии материнской хромосомы 11 и ни одной копии отцовской, или же наоборот [11]. Одно из наследственных заболеваний у человека характеризуется тем, что у ребенка присутствуют две одинаковые хромосомы 15, но обе унаследованные от отца [12]. Такие ситуации могут возникать в том случае, когда происходит избыточная наработка хроматина хромосомы, сопровождаемая разделением её на две независимые хромосомы и по-

следующим случайным высвобождением из клетки избытка хроматина, происходящим таким образом, что две похожие хромосомы оста-

ются в клетке, а третья, несхожая с ними, теряется.

### Выводы

Наряду с комбинаторными процессами, обусловленными расхождением хромосом в мейозе и случайным объединением гамет, существуют комбинаторные процессы, происходящие как при половом, так и при субполовом (агамоспермном) размножении и не связанные с

изменением числа хромосом во всупающей в эмбриогенез клетке. Наследование при наличии зиготического и апозиготического комбинаторных процессов можно обозначить как неменделевское.

### Литература

1. Mendel G. Versuche über Pflanzen-Hybriden // Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brunn (Abhandlungen). – 1866. – Bd. 4. – S. 3–47.
2. Gustafsson A. Apomixis in higher plants. I-III // Lunds. Univ. Arsskr. N.F. Adv. – 1946-1947. – Vol. 42–43. – P. 1–370.
3. Малецкий С.И., Сухарева Н.Б., Батурич С.О. Наследование пола у апомиктических семян земляники крупноплодной (*Fragaria x ananassa* Duch.) // Генетика. – 1994. – Т. 30, № 2. – С. 237–243.
4. Левитес Е.В., Шкутник Т., Овечкина О.Н., Малецкий С.И. Псевдосегрегация в агамоспермных потомствах пыльцестерильных растений сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) // Докл. РАН. – 1998. – Т. 362, №3. – С. 430–432.
5. Levites E.V. Marker enzyme phenotype ratios in agamosperous sugarbeet progenies as a demonstration of multi-dimensional encoding of inherited information in plants, 2007. – Режим доступа <http://arxiv.org/abs/q-bio/0701027>
6. Tschermak-Woess E. Über Kernstrukturen in den endopolyploiden Antipoden von *Clivia miniata* // Chromosoma. – 1957. – Bd. 8. – S. 637–649.
7. Nagl W. Polytene chromosomes of plants // Int. Rev. Cytol. – 1981. – Vol. 73. – P. 21–53.
8. Carvalheira G. Plant polytene chromosomes // Genet. Mol. Biol. – 2000. – Vol. 23, №4. – P. 1043–1050.
9. Levites E.V., Kirikovich S.S. Post-meiotic apozygotic combinatory process in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) // Advances in Bioscience and Biotechnology. – 2012. – Vol. 3, №1. – P. 75–79.
10. Meizel S., Markert C.L. Malate dehydrogenase isozymes of the marine snail *Ilyanassa obsoleta* // Arch. Biochem. Biophys. – 1967. – Vol. 122. – P. 753–765.
11. Cattanach B.M., Kirk M. Differential activity of maternally and paternally derived chromosome regions in mice // Nature. – 1985. – Vol. 315. – P. 496–498.
12. Knoll J.H., Nicholls R.D., Magenis R.E. et al. Angelman and Prader-Willi syndromes share a common chromosome 15 deletion but differ in parental origin of the deletion // Am. J. Med. Genet. – 1989. – Vol. 32, №2. – P. 285–290.

### LEVITES E.V., KIRIKOVICH S.S.

Federal State-Maintained Institution of Science Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,  
Russia, 630090, Novosibirsk, Lavrentieva Ave., 10, e-mail: [levites@bionet.nsc.ru](mailto:levites@bionet.nsc.ru)

### NONMENDELIAN INHERITANCE IN SEXUAL PROGENIES

**Aims.** It was shown by us early that ratio of phenotypic classes in agamosperous progenies may be determined by combinatorial process not connected with changes of chromosome set in embryogenesis entering cells. Finding the phenomenon allowed us to raise a question about the possibility regarding the existence of an analogous combinatorial process also in the sexual progeny formation. **Methods.** Analysis of hybrid progeny obtained by hybridization of two homozygous plants differing in two marker enzyme genes was carried out. **Results.** One out of 77 analyzed hybrid plants has homozygous phenotype and one has homozygous genotype on the gene *Me1* controlling malic enzyme, under their heterozygosity on the second marker gene *Gpi2* controlling glucosephosphate isomerase-2. These two plants heterozygosity on *Gpi2* is suggestive of their passed hybridization, but their homozygosity on *Me1* points out the existence of the combinatorial process. **Conclusions.** Obtained results can be explained by polyteny of chromosome regions carrying marker genes and by excessive chromatin copies random equi-probable diminution from the embryogenesis-entering zygote.

**Key words:** *Beta vulgaris* L., hybridization, polyteny, zygotic combinatorial process, nonmendelian inheritance.