

УДК 575.1+576.3+577.21

**ГАМЕТОЦИДНІ ГЕНИ ПРЕДСТАВНИКІВ *AEGILOPS* L.**

О.С. МАНЬКОВСЬКА, М.З. АНТОНЮК

Національний університет "Києво-Могилянська академія"

Україна, 04070, м. Київ, вул. Г. Сковороди, 2

e-mail: tern@ukma.kiev.ua

Проаналізовано літературні джерела про гаметоцидні хромосоми та гаметоцидні гени злакових рослин. Наведено історію відкриття гаметоцидних хромосом, гіпотетичний механізм дії гаметоцидних генів. Наявна інформація про різноманітність гаметоцидних генів та їхніх властивостей в різних видів егілопсу. Охарактеризовано типи гаметоцидної дії хромосом. Узагальнено відомості про супресори гаметоцидних генів у злаків. Наведено приклади використання гаметоцидних генів у генетиці пшениці та інших злакових для створення ліній пшениці з хромосомними перебудовами та їхнього застосування для делеційного картування. Окреслено перспективу використання гаметоцидних генів як одного з механізмів індукції хромосомних перебудов у роботах з хромосомної інженерії.

*Ключові слова:* гаметоцидна хромосома, гаметоцидні гени, егілопс, хромосомні перебудови.

**Вступ.** Гаметоцидні гени отримали свою назву через здатність спричинити хромосомні аберації та загибель гамет, які не містять гаметоцидного гена, коли ці гамети формуються рослиною, гетерозиготною (або гемізиготною) за вказаним геном [1]. Наслідком загибелі частини гамет є часткова стерильність таких рослин. Крім того, ці гени спричиняють руйнування хромосом при утворенні зиготи у тому випадку, коли пилок, який містить гаметоцидний ген, запліднює гамету, яка його не містить [2]. Хромосоми, в яких локалізуються гаметоцидні гени, прийнято називати гаметоцидними хромосомами [3]. Відомо, що гаметоцидні хромосоми є індуктором хромосомних мутацій, які передаються нащадкам і закріплюються у геномі [4]. Тому становить безумовний інтерес можливість їхнього використання як індукторів хромосомних розривів у роботах із хромосомної інженерії серед представників *Triticinae* [5]. З іншого боку, гаметоцидні гени спричиняють появу неменделівських співвідношень між різними фенотипічними класами у популяціях, які розщеплюються, якщо у розщепленні бере участь крім досліджуваного ще й гаметоцидний ген [6].

**Відкриття гаметоцидних генів.** Гаметоцидну властивість деяких хромосом вперше відкрито у процесі створення цитоплазматично-заміщених ліній, в яких геном м'якої пшениці вміщувався у цитоплазму споріднених видів, або ліній із доданою до повного геному пшениці чужинною хромосомою на генетичному фоні м'якої пшениці *Triticum aestivum* L. Власний геном м'якої пшениці позначається формулою AABBDD,  $2n=42$ . Деякі чужинні хромосоми не елімінували у результаті беккросів гібридів дикорослого виду *Aegilops triuncialis* (жіночий компонент схрещування)  $\times$  *Triticum aestivum* із пшеницею [1]. Щоб

© О.С. МАНЬКОВСЬКА, М.З. АНТОНЮК, 2010

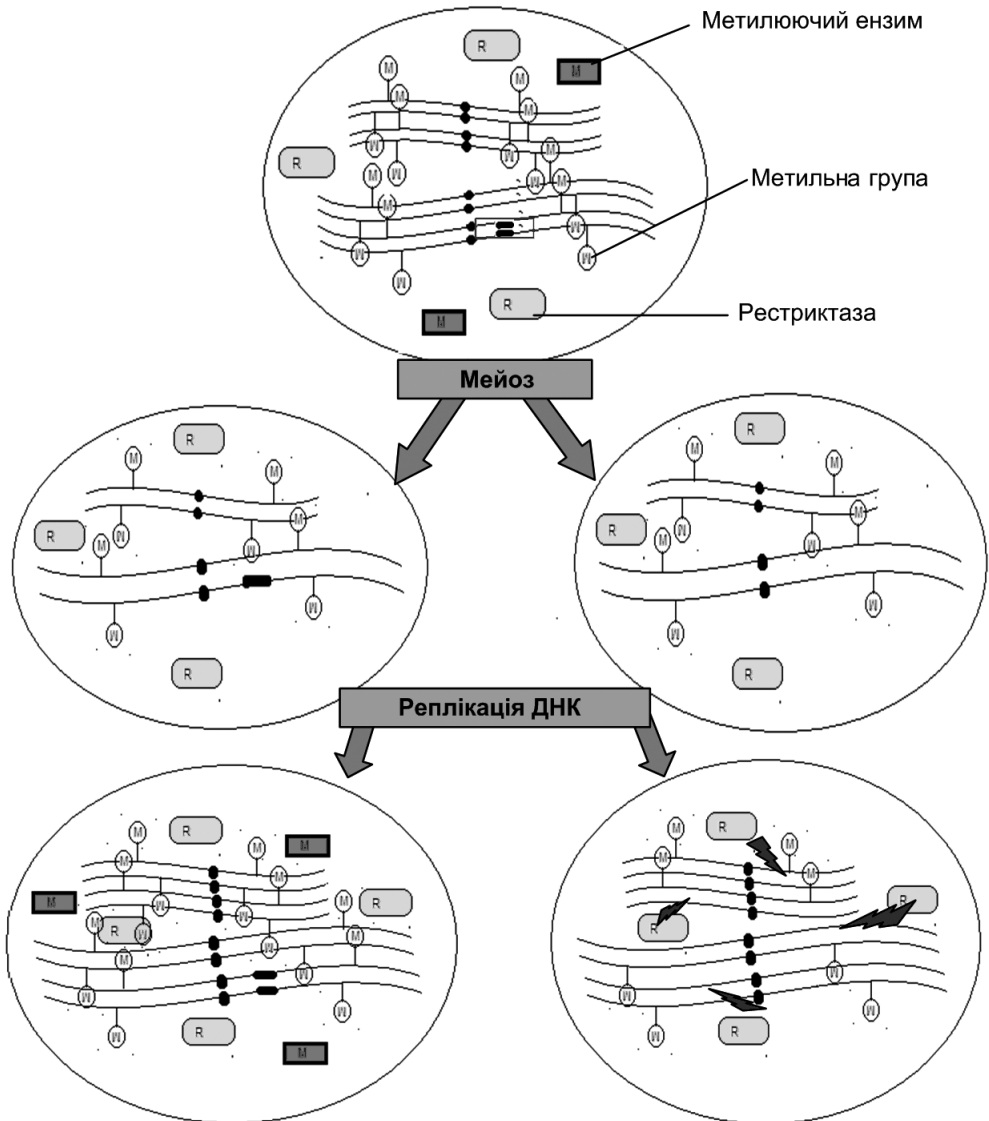
пояснити цей феномен, було висунуто два припущення. Перше полягало в тому, що цитоплазма *Ae. triuncialis* спричиняла стерильність гамет м'якої пшениці, а одна із хромосом *Ae. triuncialis* забезпечувала резистентність до стерилізації з боку цитоплазми і таким чином відновлювала фертильність гамет. Друге пояснення ґрунтувалось на тому, що чужинна хромосома сама несе відповідальність за виявлені аномалії, незалежно від типу цитоплазми. Їхнє подальше дослідження показало, що лінії м'якої пшениці з будь-якою цитоплазмою та стерильністю, пов'язаною з їхнім походженням від *Aegilops triuncialis*, частково відновлювали свою фертильність при запиленні пилом егілопсу, коли всі чоловічі гамети *a priori* включали хромосому інтересу. У дисомних чужинно-доданих та чужинно-заміщених за цією акроцентричною хромосомою лініях і чоловічу, і жіночу фертильність було відновлено до нормального рівня. Зроблено висновок, що ген або гени на хромосомі *Ae. triuncialis* спричиняли абортивність саме тих гамет, які не містять чужинної хромосоми, призводячи, таким чином, до часткової стерильності. Саме так пояснюється перевага у передачі нащадкам гаметоцидної хромосоми у моносомних чужинно-заміщених та доданих лініях, про яку йшлося у перших та всіх подальших публікаціях, присвячених гаметоцидним хромосомам [7].

На сьогодні з'ясовано, що природними носіями гаметоцидних генів (або хромосом) є види роду *Aegilops*, дикорослі родичі пшениці. Їх гени можуть увійти до геному пшениці в результаті схрещування, оскільки хромосоми видів егілопсу та видів пшениці – гомеологічні [7].

**Механізм дії гаметоцидних хромосом.** У 1985 році Цуїмото і Цуневакі помітили подібність явищ дії гаметоцидних хромосом у пшениці і гібридного дисгенезу у дрозофіли [8]. Крім того, подібні про-

цеси відбуваються у бактерій під час інтеграції до їхнього геному чужинної ДНК [9], схоже явище описано у миші [10]. Модель так званої рестрикційно-модифікаційної системи вдало пояснює ефект деяких гаметоцидних генів. Згідно із нею, продуктами даних генів є два ферменти – рестрикційний, який розпізнає сайти рестрикції і руйнує ДНК у цих сайтах, і модифікаційний, який є метилазою і захищає молекулу ДНК шляхом метилювання основ. Метильовані сайти рестриктаза розщепити не може, що пояснює відсутність хромосомних абераций у гомозиготах за гаметоцидним геном, коли всі сайти впізнання метильовані. Якщо ж дія модифікаційного ферменту неповна і він не може захистити усі сайти рестрикції (що відбувається, наприклад, одразу після реплікації ДНК), хромосоми будуть руйнуватись з певною частотою. У гемізиготах за гаметоцидним геном після мейозу утворюються гаплоїдні клітини, які не містять гаметоцидного гена (рис. 1). У цьому випадку, якщо рестрикційний фермент залишається у клітині довше, ніж модифікаційний, або постійно постачається, наприклад, материнським організмом, він буде руйнувати немодифіковані сайти. Отже, спостерігається ефект абортивності гамет, які не містять гаметоцидних генів. Цю модель можна використати для пояснення руйнування хромосом у ранніх зиготах. Коли пилок, що містить гаметоцидний ген, запліднює яйцеклітину, яка його не містить, немодифікована ДНК яйцеклітини стає вразливою для рестрикційного ферменту пилку і хромосоми руйнуються. Проте з часом процес припиняється після запліднення, оскільки модифікаційний фермент, властивий спермію, модифікує ДНК яйцеклітини [11].

У 2001 році опубліковано експериментальні дані, які вказували на те, що внаслідок обробки насіння пшениці сорту Чайніз Спринг з моно- або дисомно-доданими



**Рис. 1.** Рестрикційно-модифікаційна модель, яка пояснює руйнування хромосом у гаметогенезі (за [11], зі змінами)

хромосомами 4S<sup>1</sup> *Ae. sharonensis* 5-азоцитидином при цитологічному аналізі молодих корінців спостерігали фрагментацію хромосом. Кількість чужинного генетичного матеріалу впливала на кількість аберантних хромосом: у дисомно-доданої

лінії було виявлено більше руйнування, ніж у моносоміків [12]. Ефект 5-азоцитидину (далі – 5-АЦ) полягає у здатності спричинити деметилування цитозину в ДНК упродовж реплікації. У зв'язку з цим він може реактивувати гени, які були метильовані та

мовчали, що було експериментально доведено для вищих організмів [13].

Той факт, що гаметоцидні гени кодують два фактори – рестрикційний (руйнуючий) і модифікаційний (захисний), а також те, що їхній вплив на геном пшениці зазвичай більше залежить не від їхньої дози, а від напрямку схрещування, на фоні отриманих даних дало змогу авторам припустити, що Gc-гени зазнають імпринтингу. Гаметоцидні хромосоми материнського походження руйнування хромосом не спричиняють. А здатність інгібувати фрагментацію пригнічена у Gc-генах, отриманих від батька [14].

Під впливом деметилуючого агента 5-АЦ, ймовірно, відбувається реактивація гена, що кодує рестрикційний ензим – індуктор фрагментацій. За такого пояснення стає зрозумілою позитивна кореляція між дозою гена і кількістю аберантних подій. Чужинний генетичний матеріал, перенесений у геном пшениці, спричиняє збій у її генетичній програмі. Сильна гаметоцидна дія хромосоми 4S<sup>1</sup> може вказувати на те, що вона містить фактори, які домінують над такими у пшениці сорту Чайніз Спринг. Вивчаючи вплив гіпометилуючого агента 5-АЦ на поведінку хромосом у

мітозі ліній із додаванням інших хромосом егілопсів, зокрема таких, які не несуть гаметоцидних факторів, може зробити внесок у з'ясування молекулярних механізмів дії гаметоцидних генів [12].

**Різноманітність гаметоцидних генів та типів їхньої дії.** Прийнято вважати, що донорами гаметоцидних хромосом є різні види егілопсу [3]. Вони інтродукуються в пшеницю шляхом міжвидового схрещування і беккросів. Гаметоцидні хромосоми можна розрізнити за видовою належністю і за силою їхньої дії (таблиця).

Представники роду *Aegilops*, які є донорами гаметоцидних хромосом, належать до таких секцій: *Cylindropyrum* (*Ae. caudata* L. (1), *Ae. cylindrica* Host (1)), *Polyedes* (*Ae. triuncialis* (1)) та *Sitopsis* (*Ae. longissima* Schw. et Musch. (3), *Ae. sharonensis* Eig (3), *Ae. speltoides* Tausch (2)). Цифри в дужках відповідають кількості гаметоцидних хромосом (генів), ідентифікованих у даного виду. Гаметоцидні хромосоми містять три гомеологічні групи підтриби *Triticinae*: 2 група (*Ae. longissima*, *Ae. sharonensis*, *Ae. speltoides*), 3 група (*Ae. caudata*, *Ae. triuncialis*) та 4 група (*Ae. longissima* та *Ae. sharonensis*). Гаметоцидні хромосоми розрізняють за силою дії,

**Таблиця.** Видова належність відомих гаметоцидних генів [за 1, 15]

Назва гена	Хромосома	Вид-носіє
<i>Gc1a, Gc1</i>	2B	<i>Aegilops speltoides</i> subsp. <i>auscheri</i>
<i>Gc1b</i>	2B	<i>Ae. speltoides</i> subsp. <i>ligustica</i>
<i>Gc1-S'1 (Gc-S'3)</i>	2S <sup>1</sup>	<i>Ae. sharonensis</i>
<i>Gc2-S'1a (Gc-S'1)</i>	4S <sup>1</sup>	<i>Ae. longissima</i>
<i>Gc2-S'1b (Gc-S'2)</i>	4S <sup>1</sup>	<i>Ae. sharonensis</i>
<i>Gc3-C1 (Gc-C)</i>	3C	<i>Ae. triuncialis</i>
<i>Sd1</i>	7D	<i>Thinopyrum elongatum</i> v: <i>Agata</i> Sd2
<i>Sd2</i>	7BL	<i>Th. elongatum</i> v: 88M22-149
–	2C	<i>Ae. cylindrica</i>
–	4M <sup>9</sup>	<i>Ae. geniculata</i>
<i>lgc1</i>	3B	<i>T. aestivum</i> cv. Norin 26

за здатністю спричиняти хромосомні аберзації і чинити гаметоцидний вплив, причому хромосоми з однієї гомеологічної групи за цими показниками є однаковими [2, 11].

Деякі гаметоцидні хромосоми пірію подібні за дією до гаметоцидних хромосом егілопсу. Конг, Андерсон і Ом [15] досліджували передачу сегмента хромосоми 7E *Thinopyron intermedium*, у якому локалізується один із генів стійкості до жовтої карликовості *Bdv3*, на різноманітному генетичному тлі. Перевіряли передачу цього гена через чоловічі та через жіночі гамети. Були використані заміщена лінія P29 пшениця–*Th. intermedium* 7E(7D) з геном *Bdv3* і транслоковані лінії пшениця–*Th. intermedium* P961341 та P98134, обидві – носії *Bdv3*, додана лінія L1 пшениця–*Th. intermedium* і сорт пшениці Макелар з іншою транслокацією від пірію з геном *Bdv2*; сорти пшениці Чайніз Спринг, VAN98W, B980696 і Фостер, які не мали жодного з досліджуваних генів стійкості. В результаті схрещування транслокованої лінії пшениця –*Th. intermedium* P961341 із сортом Чайніз Спринг як батьківською рослиною розщеплення за алелями SSR-локуса, ідентифікованого як генетичний маркер гена *Bdv3*, у поколінні F<sub>2</sub> становило 75 : 56 : 10, що зовсім не відповідало очікуваному для кодомінантного маркера співвідношення 1 : 2 : 1. У реципральному схрещуванні також спостерігали значне відхилення від очікуваного розщеплення, це було 55 : 62 : 8. Отже, походження цитоплазми на результати розщеплення не впливало. Іншу ситуацію спостерігали у реципральних аналізуючих схрещуваннях. Рослини покоління F<sub>1</sub> від схрещування транслокаційних ліній Чайніз Спринг/P98134 та P98134/Чайніз Спринг із сортом Чайніз Спринг схрестили з тим самим сортом в обох напрямках. Коли гібрид F<sub>1</sub> був материнською рослиною, частота пе-

редачі сегмента *Th. intermedium* була очікуваною для моногібридного розщеплення або наближена до такої. У розщепленні від реципрального схрещування сегмент хромосоми 7E пірію виявляв частоту передачі значно вищу за очікувану. На генетичному фоні пшениці інших сортів теж спостерігали перевагу в успадкуванні хромосоми 7E, що дає підставу зробити висновок про її гаметоцидний ефект, подібний до такого хромосом видів роду *Aegilops* [15].

Експериментальними дослідженнями гаметоцидних хромосом встановлено різницю у характері як їхньої дії, так і взаємодії між різними гаметоцидними генами. Так, рослини з подвійно-моносомним додаванням двох гаметоцидних хромосом із різними гаметоцидними ефектами показували фертильність не меншу, ніж кожна із ліній з однією із цих хромосом. Лінії – подвійні моносоміки за гаметоцидними хромосомами з однаковим гаметоцидним ефектом характеризуються задовільною фертильністю. Вони продукують гамети, серед яких майже всі мають або одну, або дві гаметоцидні хромосоми з однаковою дією. Нефункціональними виявляються лише гамети, позбавлені жодної гаметоцидної хромосоми. А такі гамети обов'язково сформуються за умов недостатнього рівня гомології між гаметоцидними хромосомами різного походження та відсутності кон'югації між ними. Гаметоцидні хромосоми залишаються унівалентами у метафазі 1 (M1) мейозу та мають певну ймовірність втратитися у цитоплазмі замість того, щоб відійти до полюса у анафазі (рис. 2). Якщо рівень гомеології між гаметоцидними хромосомами різного походження та однакової дії достатньо високий для нормальної їхньої кон'югації, фертильність таких подвійних моносоміків буде така ж добра, як і у дисомно-доданих лініях [16].

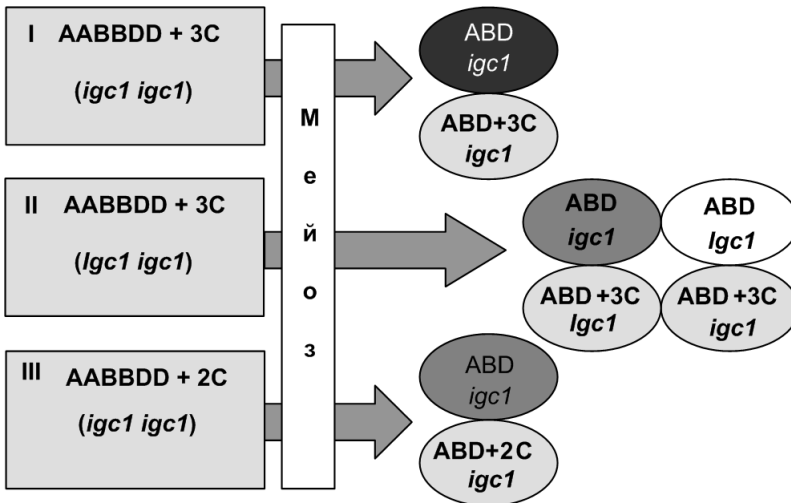
На основі результатів порівняння гаметоцидних хромосом за ефектом їхньої дії

на геном Т. Ендо запропонував розрізняти три типи їхньої гаметоцидної дії [2]. Гаметоцидні хромосоми із однієї гомеологічної групи мають подібну гаметоцидну дію, тобто за наслідками свого впливу хромосоми 2S, 2S<sup>l</sup> та 2S<sup>sh</sup> рівнозначні. Те саме стосується до хромосом 4S<sup>l</sup> та 4S<sup>sh</sup>. Хромосоми гомеологічної групи 4 за своїм ефектом є епістатичними стосовно хромосом гомологічної групи 2. Проте є винятки з правила рівноцінності хромосом одної гомологічної групи: хромосома 2C<sup>c</sup> *Ae. cylindrica* має дію, не схожу з жодним із уже досліджених Gc-факторів [17].

Гаметоцидна дія хромосоми виду *Ae. triuncialis*. У гібридах F<sub>1</sub> пшениці сорту Норін 26 і дисомно доданої лінії пшениці Чайніз Спринг із хромосомами 3C *Ae. triuncialis* виявили очікувану мітотичну хромосомну конституцію, AABBDD+1хр. 3C. У M1 мейозу цих гібридів спостері-

гали 21 бівалент із пшеничних хромосом та унівалентну хромосому 3C. Проте при беккросі до еуплоїдної пшениці або самозапиленні серед нащадків BC<sub>1</sub> було кілька рослин із хромосомними аберациями. Аберантні хромосоми були представлені телоцентриками, акроцентриками, дицентриками, спостерігали також кільцеві та делеційні хромосоми. За винятком нестабільних дицентриків і кільцевих хромосом, аберантні хромосоми на давлених препаратах корінців паростків рееструвались як стабільні елементи геному. Це показує, що аберації хромосом відбулися у гаметах і стабілізувались перед першим клітинним поділом зиготи. У нащадків F<sub>2</sub> від схрещування Норін 26 та Чайніз Спринг таких явищ не спостерігали, завдяки чому було зроблено висновок, що причиною таких абераций є хромосома егілопсу 3C, наявна у чужинно-доданому компоненті схрещування [2].

Гаметоцидна дія генів *Gc1a* та *Gc1b* виду *Ae. speltoides*. Цуїмото та Цуневаки ідентифікували два гена з гаметоцидною дією у *Ae. speltoides*, які названі *Gc1a* та *Gc1b* [18, 19]. Ці гени були незалежно перенесені до хромосоми 2В пшениці сорту Чайніз Спринг. Рослини, гомозиготні за цими генами, мали нормальну фертильність (спостерігали тільки незначне погіршен-



**Рис. 2.** Співвідношення між абортівністю гамет і руйнуванням хромосом: I – Gc ген на хромосомі 3C спричиняє множинне руйнування хромосом у гаметах без цієї хромосоми. Це призводить до абортівності половини гамет; II – коли дія Gc гена супресується геном *Igc1*, усі гамети є функціональними, проте гамети без хромосоми 3C і з геном *Igc1* мають певний рівень руйнування хромосом; III – Gc ген на хромосомі 2C викликає середній рівень руйнування хромосом, в результаті чого утворюються функціональні гамети з хромосомними аберациями ● – Abortивні (нефункціональні) гамети; ○ – Функціональні гамети; ○ – Невизначений статус, можлива наявність абераций; ● – Присутні аберантні хромосоми, але гамета функціональна

ня показників фертильності – з 99,3 % до 96,5 %), оскільки гаметоцидний ген знаходився в усіх гаметах. Проте коли лінію з гаметоцидним геном було схрещено як чоловічого компонента з нормальною рослиною того самого або іншого сорту, що не мали гаметоцидного гена, серед нащадків часто з'являлось зморшкувате насіння зі зниженою схожістю. При реципрокному схрещуванні і при самозапиленні ізогенної лінії сорту Чайніз Спринг із гаметоцидним геном *Gc1a* такого явища не спостерігали [8, 20]. Колосся рослин, отриманих із зморшкуватого насіння, мали однакові морфологічні відхилення.

Базуючись на результатах своїх досліджень, Цуїмото і Цуневакі визначили дію гаметоцидного гена *Ae. speltooides* як таку, що виявляється у вигляді хромосомних мутацій при заплідненні тільки якщо гаметоцидний ген *Gc1a* присутній у чоловічих гаметах, а в жіночих – відсутній, проте не навпаки. При цьому в чоловічих гаметах гаметоцидний ефект може виявлятися і у їхньому власному геномі, але з низькою частотою порівняно з таким у жіночій клітині. Якщо ж *Gc1a* присутній і в жіночій гаметі, і в чоловічій, гаметоцидний ефект супресується [8].

Гаметоцидну дію хромосоми 4S<sup>I</sup> виду *Ae. sharonensis* досліджено шляхом вивчення хромосомних аберацій впродовж раннього розвитку зародка та формування ендосперму на рослинах, які мали хромосому 4S<sup>I</sup> замість хромосоми 4B у гомочи гемізиготному стані на тлі генотипу Чайніз Спринг [21]. Вивчали ранній розвиток насінин від реципрокного схрещування між моносомною за хромосомою 4B лінією Чайніз Спринг та чужинно-заміщеною лінією цього ж сорту, в якій хромосому 4B було замінено гомеологічною хромосомою 4S<sup>I</sup> виду *Ae. sharonensis* (4S<sup>I</sup>/4B). Результати дослідження показали, що гаметоцидна хромосома 4S<sup>I</sup> спричиняє хро-

мосомні аберації на етапі раннього розвитку зародка лише в тому випадку, коли носієм 4S<sup>I</sup> є чоловічий гаметофіт [22, 23]. Натомість, аберації у клітинах ендосперму виникають, якщо донорами гаметоцидного фактора є як чоловіча, так і жіноча гамета. Аберації у клітинах ендосперму спостерігали також у насінинах, отриманих від самозапилення чужинно-заміщеної лінії Чайніз Спринг 4S<sup>I</sup>/4B [24].

Оскільки види егілопсу *Ae. longissima* та *Ae. sharonensis* є дуже близькими і відрізняються тільки за одним геном [25], не викликає здивування той факт, що гаметоцидні хромосоми *Ae. longissima* мають однакову гаметоцидну дію з такими *Ae. sharonensis* (2S<sup>I</sup>=2S<sup>sh</sup>, 4S<sup>I</sup>=4S<sup>sh</sup>) [7].

Хромосома 2C *Ae. cylindryca* (2n = 4x = 28, CCDD) спричиняє напівлетальні хромосомні мутації у тих гаметах, де її немає. На зруйнованих кінцях добудовуються теломерні послідовності. З цієї причини більшість спричинених цією хромосомою аберацій можуть бути еліміновані у подальших поколіннях, за винятком складних структурних змін, таких як дицентричні хромосоми [2].

Гаметоцидну дію хромосоми 4M<sup>a</sup> виду *Ae. geniculata* відкрито нещодавно, і даних про взаємодію відповідного гаметоцидного гена з іншими гаметоцидними поки не наводиться у літературі. Проте ефект самого гена досліджено на чужинно-доданій лінії сорту Чайніз Спринг із хромосомою 4M<sup>a</sup> виду *Ae. geniculata* та гібридах від її схрещування з еуплоїдом Чайніз Спринг [26]. Нашадки рослин, моносомних за хромосомою 4M<sup>a</sup>, характеризувалися високою частотою хромосомної нестабільності та мали мультицентричні, кільцеві, акроцентричні і телоцентричні хромосоми. У рослин із двома хромосомами 4M<sup>a</sup> мейоз відбувався нормально з формуванням 22 бівалентів у M1. У моносомно-доданих рослин із хромосомою 4M<sup>a</sup> у M1 мейозу

хромосоми формували або 21 бівалент та 1 унівалент, або 20 бівалентів та 3 уніваленти і хромосомних аберацій не спостерігали [26].

Інша ситуація відбувалась у першому пілковому мітозі, де у моносоміків на стадії ана- та телофази спостерігали утворення мостів та руйнування хромосом у 29 % гаметофітів. У другому пілковому мітозі кількість аберантних гаметофітів знизилася до 11 %. Цей показник перевищує кількість аберантних гаметофітів у другому пілковому поділі, спричинених гаметоцидною хромосомою 2С *Ae. cylindrica*, але є нижчим за такі для гена *Gc1a* виду *Ae. speltoides* та гена 4S<sup>sh</sup> виду *Ae. sharonensis* [26].

**Супресори гаметоцидних генів.** Домінантний супресор (*Igc1*) гаметоцидного фактора, локалізованого на хромосомі 3С виду *Aegilops triuncialis* виявлено у сорту пшениці Норін 26 [27]. За результатами моносомного аналізу ген виявився домінантним та розташованим на третій В-хромосомі. Гамети, які містили *Igc1*, мали деяку перевагу під час запліднення над гаметами з алелем *igc1*. Положення гена *Igc1* на хромосомі 3В встановлено з використанням телосомного аналізу. Пшеницю сорту Норін 26 схрестили з дителосоміком за коротким плечем хромосоми 3В сорту Чайніз Спрінг, а F<sub>1</sub> – з дисомною чужинно-доданою лінією Чайніз Спрінг-3С. Серед 94 нащадків від цього схрещування 52 рослини (55 %) мали непередбачену хромосомну конституцію. Очікували два типи конституції: 42+3С та 41+3BS+3С. Проте нащадки містили одну або дві додаткові хромосоми. Вивчення мейотичних хромосом за допомогою диференційного С-забарвлення показало, що зайвими були 3В-хромосоми. Було висловлено припущення, що захисна функція гена *Igc1* проти дії гаметоцидної хромосоми полягає в індукції метилювання гаметоцидного гена.

Тобто метилювання забезпечується продуктом гена *Igc1*. На гаметоцидні фактори видів *Ae. sharonensis*, *Ae. longissima* та *Ae. speltoides* ген *Igc1* не впливає [11].

Припускають, що пшениця сорту Чайніз Спрінг містить фактор, який супресує дію гаметоцидної хромосоми 2С (*Ae. cylindrica*), оскільки експериментально показано пригнічення її гаметоцидної дії на генетичному фоні цього сорту пшениці. Проте супресор хромосоми 2С поки достовірно не ідентифікований [8].

На хромосомі 4В сорту Чайніз Спрінг було знайдено фактор, який частково пригнічує гаметоцидну дію хромосом 4S<sup>I</sup> *Ae. sharonensis* чи *Ae. longissima*, коли вони заходяться у яйцеклітині. Ці гаметоцидні хромосоми є гомеологічними до хромосоми 4В пшениці та отримані від видів з секції *Sitopsis*, до якої належить донор В-геному м'якої пшениці. Не можна виключити того, що хромосома 4В містить ген, алельний гаметоцидним генам на хромосомах *Ae. sharonensis* та *Ae. longissima* [7].

**Використання гаметоцидних генів у генетиці пшениці та інших злаків.** Прийнято вважати, що м'яка пшениця доволі збіднена на гени адаптивності до біо- та абіотичних чинників. В той же час загальноприйнятою є думка, що на ці гени багаті її численні родичі з дикорослої флори [28–33]. Передача чужинних генів до геному пшениці є складною справою, і серед методів, що їх зараз використовують для зміни геному пшениць і злаків, загалом домінують методи хромосомної інженерії. Основний недолік методів хромосомної інженерії полягає в тому, що потрібний ген потрапляє до геному інтрогресивної пшеничної лінії у складі цілої чужинної хромосоми чи великої транслокації чужинного хроматину на пшеничну хромосому, яка часто включає ціле плече [34]. Молекулярний цитогенетичний аналіз показав, що ба-



гато трансферів від рослин із третинного генетичного пулу відбувається через негомеологічну рекомбінацію, і, таким чином, не компенсується і є непридатними для використання [35]. В обох випадках у геном лінії крім цільового гена потрапляє деяка кількість чужинного хроматину, що призводить до певних небажаних наслідків у фенотипі інтрогресивної лінії. Це, безумовно, знижує її привабливість у очах селекціонерів, що для їхніх потреб та за їхніми вимогами генетики створюють інтрогресивні лінії з заданими генами інтересу. Саме тому перенесення генів стійкості від інтрогресивних ліній до м'якої пшениці перш за все потребує вивчення можливості редукції кількості чужинного хроматину, що інтегрується у геном пшениці. Одним із засобів передачі чужинних генів до геному пшениці у невеликій кількості хроматину є індукція транслокацій чужинних хромосом на хромосоми пшениці за допомогою дії гаметоцидних генів [36]. Є приклади використання гаметоцидних хромосом підтриби *Triticinae* як факторів, що спричиняють перебудову хромосом у гаметах гібридних рослин, які містять гаметоцидну хромосому [37]. Крім того, зазначалось про можливість використання гаметоцидної хромосоми для створення гібридних сортів пшениці [38].

Залучення гаметоцидних генів у створення ліній пшениці з хромосомними перебудовами. Використання чужинно-заміщених ліній з гаметоцидною хромосомою 4S<sup>1</sup> дає можливість працювати з окремими хромосомами дикорослих родичів пшениці як потенційного джерела транслокацій на хромосоми м'якої пшениці [39]. При цьому на першому етапі підготовки рослинного матеріалу для інтрогресії зменшується кількість чужинного матеріалу до невеликої частини чужинної хромосоми, а потім цей хроматин переноситься до складу геному пшениці. До того ж, експери-

ментально було показано, що гаметоцидні гени, перенесені разом із цільовим геном до геному пшениці, можуть бути в подальшому успішно видалені [36]. Перша робота з цього напрямку включала схрещування між двома дисомними чужинно-доданими лініями Чайніз Спринг, 4S<sup>1</sup> та 1U (U геном від виду *Ae. umbelulata*). Для уникнення хромосомних руйнувань у нащадків лінії з гаметоцидними хромосомами використовували як материнську рослину. У М1 мейозу нащадків від цього схрещування, подвійних чужинно-доданих моносоміків хромосомного складу 42 пшеничні хромосоми + 4S<sup>1</sup> + 1U, очікували формування 21 пшеничного бівалента та двох унівалентів, 4S<sup>1</sup> та 1U. Беручи до уваги можливі хромосомні перебудови за участю двох унівалентів, очікували появи у деяких гаметах транслокацій 4S<sup>1</sup>L/1U. Участь у транслокації саме довгого плеча хромосоми 4S<sup>1</sup> пояснюється необхідністю зберегти серед нащадків гаметоцидний ген егілопсу, що локалізований в цьому плечі хромосоми 4S<sup>1</sup>. Після серії беккросів було отримано 3 транслокації, які мали перевагу при успадкуванні. Лінії були стабільними, і хромосоми не втрачалися в ряді поколінь [21].

Схрестивши стійку до фузаріозу лінію пшениця-*Leymus racemosus* з хромосомами Lr.2 та Lr.7 із дисомно-доданою лінією пшениця-*Ae. cylindrica* з гаметоцидними хромосомами 2C та здійснивши беккрос нащадків F<sub>1</sub> з пшеницею сорту Чайніз Спринг, отримано покоління BC<sub>1</sub> із порушеною структурою хромосом (ідентифіковано за допомогою C-зabarвлення). Проведено самозапилення цих рослин і в результаті отримано 3 транслоковані лінії. Їх охарактеризовано із застосуванням цитогенетичного аналізу у поєднанні з C-зabarвленням і флуоресцентною *in situ* гібридизацією (як зонди використовували біотин-мічену геномну ДНК *L. racemosus*). Отримані лінії містили транслокації з ге-

ном стійкості до фузаріозу, перенесені від *Leymus racemosus* [40].

Гаметоцидну хромосому 3С виду *Aegilops triuncialis* використано при перенесенні генів стійкості до очкової плямистості та жовтої іржі із хромосоми 2V *Haunaldia villosa* до м'якої пшениці. Дисомну чужинно-додану лінію Норін 26-3С схрестили з дисомною чужинно-заміщеною лінією *T. aestivum*-*H. villosa* 2V/2D та гібрид  $F_1$  піддавали самозапиленню. Дослідження отриманих ліній показало, що гаметоцидна хромосома 3С виду *Ae. triuncialis* придатна для використання у хромосомних маніпуляціях із хромосомою 2V *H. villosa*, оскільки успішно спричиняє її структурні зміни [41].

Делеційні лінії та делеційне картування за участі гаметоцидної системи. У 1985 році Р. Кьобнер та ін. запропонували новий метод для вивчення рослинного геному – створення делеційних карт. Дослідники працювали з житом, хромосома 1R якої давала таку можливість [цит. за 42]. Суть такого картування зовсім проста: якщо є можливість створення низки ліній, кожна з яких має пару гомологів із делетованою певною частиною одного з плечей хромосоми, вивчення фенотипу таких ліній вказує, які саме гени були розташовані на делетованій ділянці хромосоми [43, 44]. Метод дає змогу визначати відстань від гена до центромери та є зручнішим порівняно з застосуванням телоцентриків, оскільки останній метод потребує дуже великого обсягу цитологічної роботи [34].

При застосуванні делеційних ліній у делеційному аналізі для побудови фізичних карт розташування структурних генів та молекулярно-генетичних маркерів на хромосомах рослинних видів важливим є те, що багато з таких ліній виявились цитологічно стабільними. Таким чином, рослини з делетованими хромосомами є матеріалом, придатним для генетичного аналізу

із метою фізичного картування окремих генів пшениці і її родичів [43, 45], а також порівняльного картування із використанням груп зчеплення [45].

Першою роботою із застосуванням делеційної лінії пшениці була робота з делеційного картування гена *Q*. Ендо і Мукаї у 1988 році картували ген *Q*, відомий як домігантний супресор спельтоїдного типу колосу у пшениці [5]. Для цього було використано рослини з абераційними хромосомами, отримані від схрещування сорту Чайніз Спринг з телосомно-доданою лінією, яка мала довге плече хромосоми 4S<sup>1</sup> виду *Ae. longissima*. Мутантні рослини характеризувались спельтоїдним колосом. Результати вивчення хромосом за допомогою диференційного С-забарвлення у нащадків трьох із цих мутантів показали, що спельтоїдність асоційована з делеціями довгого плеча хромосоми 5A. Після співставлення виявлених делецій і відповідних їм фенотипів колосу автори статті дійшли висновку, що ген *Q* розташований на відстані 46 % від центромери [47].

Диплоїдні родичі пшениці, ячмінь (*Hordeum vulgare* L.,  $2n=2x=14$ , HH) та жито (*Secale cereale* L.,  $2n=2x=14$ , RR) не придатні для створення власних делеційних ліній, тому що генний дисбаланс, який пов'язаний з відсутністю делетованих генів на парі гомологічних хромосом та який витримує алополіплоїдна, є летальним для диплоїдних рослин. Вирішення цієї проблеми полягає у створенні дисомних чужинно-доданих ліній пшениці, в геномі яких до інтактного набору хромосом пшениці додано пару делетованих хромосом диплоїдного виду, ячменю або жита [37, 42]. Шість гексаплоїдних дисомно-доданих ліній *T. aestivum*/*H. vulgare* з перебудованими хромосомами ячменю було створено з використанням гаметоцидної хромосоми *Ae. cylindrica* у складі дисомно-доданої лінії Чайніз Спринг/*Ae. cylindrica*

[48]. Гаметоцидні хромосоми 2С та 3С<sup>SAT</sup> застосовано для створення лінії з перебудованими хромосомами ячменю на основі гексаплоїдних дисомно-доданих ячмінно-пшеничних ліній [49].

Огляд сучасних робіт показує, як ефективно можуть бути використані гаметоцидні хромосоми для створення рослинного матеріалу типу делеційних ліній з метою його застосування у генетичному аналізі. Проте гаметоцидні хромосоми можуть і значно заважати генетичному аналізу, коли до аналізу залучаються інтрогресивні лінії, походження яких пов'язано з участю у схрещуваннях джерела гаметоцидної хромосоми. Гаметоцидні хромосоми, побувавши у складі геному рослини, спричиняють геномний стрес і відповідно, низьку фертильність у нащадків навіть таких рослин, які самі вже не містять у геномі гаметоцидної хромосоми чи її транслокації на хромосому пшениці [50]. Це ускладнює роботу з таким матеріалом, коли передбачається аналіз розщеплення, що є абсолютно стандартною дією при генетичному аналізі. До того ж показано, що використання матеріалу з гаметоцидною хромосомою як материнської рослини захищає руйнування хромосом нащадків у зародку, але не у ендоспермі [35]. Сучасні дослідження геномного імпринтингу у рослин показали, що у диплоїдній центральній клітині зародкового мішка після запліднення відбуваються процеси деметилування генів, які залишаються метильованими у яйцеклітині, а отже і у клітинах зиготи [51–54]. Отже, клітини ендосперму залишаються незахищеними від гаметоцидної дії відповідного гена материнської рослини. Недорозвинутий ендосперм не дає можливості зародку нормально прорости і він гине, спотворюючи тим самим очікувану картину генотипного розщеплення за ознакою, з якою працюємо.

На сьогодні добре відомо, що види егілопсу є носіями важливих генів стійкості

до біотичних та абіотичних чинників [28–33, 55, 56]. Це, безумовно, є привабливим для генетиків, адже відповідні гени можуть бути перенесені у геном пшениці. Проте наявність гаметоцидних генів у складі геномів егілопсів ускладнює передачу генів від них до геному пшениці. Виникає необхідність пошуку та реалізації деяких додаткових етапів, які б дозволили позбутись гаметоцидного ефекта. Для *Ae. sharonensis* таким етапом стало створення та застосування у схрещуваннях мутанта *Gc2<sup>mut</sup>* з нокаутованим геном *Gc2*, що спричиняє руйнування хромосом. Це зробило можливим перенесення генетичного матеріалу від цього виду егілопсу до пшениці без гаметоцидного гена [57]. Одним з факторів, який може сприяти перенесенню окремих генів від егілопсів з гаметоцидною хромосомою до геному пшениці є геномний стрес, який спричиняється гаметоцидною хромосомою та призводить до численних перебудов хромосом у геномі віддалених нащадків від схрещування пшениці та егілопса. Антонюком з співавт. [50] показано, що від подібних схрещувань утворюється невелика кількість життєздатних нащадків без хромосоми 4S<sup>1</sup>, але з геном стійкості до борошнистої роси, отриманим від хромосоми 3S<sup>1</sup>. Ці результати показують можливість використання подібного матеріалу для індукції хромосомних перебудов у інтрогресивних гібридів.

Огляд сучасних напрямків застосування гаметоцидних хромосом у суто генетичних дослідженнях та у роботах з майбутнім практичним виходом показує чималу потенцію гаметоцидних хромосом як нового інструмента у хромосомній інженерії рослин, перш за все, з підтриби пшеницевих.

Звичайно, окреслені технології використання гаметоцидних хромосом у роботах різного напрямку повинні ще детально опрацьовуватися, і одним з найважливіших аспектів такого опрацювання є до-

слідження властивостей різних гаметоцидних хромосом на різному генетичному тлі реципієнтних геномів пшениці. Вивчення як самих гаметоцидних генів, так і процесів їхньої взаємодії з геномом рослин, для яких такий ген є чужинним, є складною справою. Тим не менш, дослідження цих генів на сьогодні набувають актуальності не тільки через можливість використання як інструменту для хромосомних маніпуляцій з метою інтрогресії генів [28, 39, 58], а і через надзвичайно цікаву перспективу вивчення популяційно-генетичних процесів у природних популяціях їхніх носіїв [59], а також у штучних популяціях, які створюються в процесі інтрогресивної гібридизації злакових [50].

### Перелік літератури

1. Endo T.R. Gametocidal chromosomes and their induction of chromosome mutations in wheat // Jpn. J. Genetics. – 1990. – № 65. – P. 135–152.
2. Endo T.R., Tsunewaki K. Sterility of common wheat with *Aegilops triuncialis* cytoplasm // J. Hered. – 1975. – Vol. 66. – P. 13–18.
3. Endo T.R. The gametocidal chromosome as a tool for chromosome manipulation in wheat // Chromosome research – Vol. 15. – 2007. – P. 67–75.
4. Feuillet C., Langridge P., Waugh R. Cereal breeding takes a walk on the wild side // TRENDS in Genetics. – 2007. – Vol. 24. – № 1. – P.24–32.
5. Endo T.R., Mukai Ya. Chromosome mapping of a speltoid suppression gene of *Triticum aestivum* L. based on partial deletions in the long arm on chromosome 5A // Jpn. J. Genet. – 1988. – №. 63. – P. 501–505.
6. Vdovychenko Zh.V., Antonyuk M.Z. Ternovskaya T. K. Genetic analysis of the *T. aestivum*/*Ae. sharonensis* introgressive lines of common wheat for resistance to powdery mildew // Цитология и генетика. – 2005. – № 3. – P. 67–74.
7. Endo T.R. On the *Aegilops* chromosomes having gametocidal action on common wheat // Ramanujam S (ed) Proceedings of the 5th International Wheat Genetics Symposium, New Delhi, India. – 1978. – P. 306–314.
8. Tsujimoto H., Tsunewaki K. Hybrid dysgenesis in common wheat caused by gametocidal genes // Jpn. J. Genet. – 1985 – № 60. – P. 565–578.
9. Wilson G.G., Murray N.E. Restriction-modification systems. // Annu. Rev. Genet. – 1991. – Vol. 25. – P. 585–627.
10. Tsujimoto H., Yamada T., Sasakuma T. Molecular structure of a wheat chromosome end healed after gametocidal gene-induced breakage // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1997. – Vol. 94. – P. 3140–3144.
11. Tsujimoto H. Gametocidal genes in wheat as the inducer of chromosome breakage // Frontiers of wheat bioscience. Memorial issue, Wheat information service. – № 100. – P. 33–48.
12. De Las Heras J.I., King I.P., Parker J.S. 5-azacytidine induces chromosomal breakage in the root tips of wheat carrying the cuckoo chromosome 4SL from *Aegilops sharonensis* // Heredity – 2001. –№. 87. – P. 474–479.
13. Neves N., Castilho A., Silva M., Heslop-Harrison J.S. et al. Genomic interactions: gene expression, DNA methylation and nuclear architecture // Chromosomes Today. – 1996. – Vol. 12. – P. 182–200.
14. De Las Heras J. I. Preferentially Transmitted Alien "Cuckoo" Chromosomes from *Aegilops* Spp. in Wheat // PhD Thesis, University of Reading, U.K. 1999.
15. Kong L., Anderson J.M., Ohm H.W. Segregation distortion in common wheat of a segment of *Thinopyrum intermedium* chromosome 7E carrying Bdv3 and development of a Bdv3 marker // Plant Breeding. – 2009. – Vol. 128. – P. 591–597.
16. Finch R.A., Miller T.E., Bennett M.D. "Cuckoo" *Aegilops* addition chromosome in wheat ensures its transmission by causing chromosome breaks in meiospores lacking it // Chromosoma. – 1984. – Vol. 90. – P. 84–88.
17. Nasuda S., Friebe B., Gill B.S. Gametocidal genes induce chromosome breakage in the interphase prior to the first mitotic cell division of the male gametophyte in wheat // Genetics – 1998. – Vol. 149. – P. 1115–1124.
18. Tsujimoto H., Tsunewaki K. Gametocidal genes in wheat and its relatives. I. Genetic analyses in common wheat of a gametocidal gene derived from *Aegilops speltoides* // Can. J. Genet. Cytol. — 1984. — Vol. 26 — P. 78–84.
19. Tsujimoto H., Tsunewaki K. Gametocidal genes in wheat and its relatives. III. Chromosome location and effects of two *Aegilops speltoides*-derived gametocidal genes in common wheat // Genome, – 1988. – Vol. 30. – P. 239–244.
20. Tsujimoto H., Tsunewaki K. Seed shriveling caused by a gametocidal gene, *Ge1* //Wheat Inf. Serv. – 1985. – Vol. 60. – P. 40.
21. King I. P., Laurie D. A. Chromosome damage in early embryo and endosperm development in crosses involving the preferentially transmitted 4S' chromosome of *Aegilops sharonensis* // Heredity. – 1993. – № 70. – P. 52–59.

22. King I.P., Miller T.E., Koebner R.M.D. Determination of the transmission frequency of chromosome 4S<sup>1</sup> of *Aegilops sharonensis* in a range of wheat genetic backgrounds // Theor. Appl. Genet. – 1991. – Vol. 81. – P. 519–523.
23. Nasuda S. Chromosome breakage in wheat plants doubly hemizygous for the gametocidal genes derived from *Aegilops speltoides* and *Ae. sharonensis* // Wheat Inf. Serv. – 2006. – Vol. 101.
24. King I.P., Purdie K.A., Miller T.E. Exploitation of chromosome 4S<sup>1</sup>, from *Aegilops sharonensis*, for the production of stable 44-chromosome wheat lines // Heredity. – 1992. – Vol. 69. – P. 160–165.
25. Tanaka M. Chromosome pairing in hybrids between *Aegilops sharonensis* and some species of *Aegilops* and *Triticum* // Wheat Inf. Serv. – 1955. – Vol. 2. – P. 7–8.
26. Kynast R.G., Friebe B., Gill B.S. Fate of multicentric and ring chromosomes induced by a new gametocidal factor located on chromosome 4Mg of *Aegilops geniculata* // Chromosome Research. – 2000. – Vol. 8. – P. 133–139.
27. Tsujimoto H., Tsunewaki K. Gametocidal gene in wheat and its relatives. II. Suppressor of the chromosome 3C of *Aegilops triuncialis*. // Can. Jour. Genet. Cytol. – 1985. – Vol. 27. – P. 178–185
28. Repellin A., Baga M., Jauhar P.P., Chibbar R.N. Genetic enrichment of cereal crops via alien gene transfer: New challenges // Plant Cell, Tissue and Organ Culture. – 2001. – Vol. 64. – P. 159–183.
29. Cai X., Chen P.D., Xu S.S., Oliver R.E., Chen X. Utilization of alien genes to enhance Fusarium head blight resistance in wheat // Euphytica – 2005. – Vol. 142. – P. 309–318.
30. Oliver R.E., Cai X., Xu S.S., Chen X., Stack R.W. Wheat-alien species derivatives // Crop Sci. – 2005. – Vol. 45. – P. 1353–1360.
31. Friesen T.L., Xu S.S., Harris M.O. Stem rust, tan spot, stagonospora nodorum blotch, and hessian fly resistance in Langdon durum–32 *Aegilops tauschii* synthetic hexaploid wheat lines // Crop Science. – 2008. – Vol. 48. – P. 364–371.
33. Gurung S., Bonman E.M., Ali Sh., Patel J., Myrfield M., Mergoum., Singh P.K., Adhikari T.B. New and diverse sources of multiple disease resistance in wheat // Crop Science. – 2009. – Vol. 49. – P. 1655–1666.
34. De Moraes Fernandes M., Zanatta A., Prestes A., da Rosa Caetano C. Cytogenetics and immature embryo culture at Embrapa Trigo breeding program: transfer of disease resistance from related species by artificial resynthesis of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L. em. Thell) // Genetics and Molecular Biology. – Vol. 23. – P. 1051–1062.
35. Jiang J., Friebe B., Gill B.S. Recent advances in alien gene transfer in wheat. // Euphytica. – 1994. – Vol. 73. – P. 199–212.
36. Marais G.F., Bekker A., Eksteen A., McCallum B., Fetch T., Marais A.S. Attempts to remove gametocidal genes co-transferred to common wheat with rust resistance from *Aegilops speltoides* // Euphytica. – 2010. – Vol. 171. – P. 71–85.
37. Dundas I.S., Frappell D.E., Crack D.M. et al. Deletion Mapping of a Nematode Resistance Gene on Rye Chromosome 6R in Wheat // Crop science. – 2001. – Vol. 41. – P. 1771–1778.
38. Marshall D.R., Ellison F.W. The potential use of gametophytic factors in the production of F<sub>1</sub> hybrid varieties // Euphytica. – 1988. – Vol. 39. – P. 75–81.
39. Friebe B.R., Neal A.T. Development and identification of a complete set of *Triticum aestivum*–*Aegilops geniculata* chromosome addition lines. // Genome. – 1999. – Vol. 42. – P. 374–380.
40. Yuan J., Chen P., Liu D. Development of *Triticum aestivum*–*Leymus racemosus* translocation lines using gametocidal chromosomes // Science in China Series C-Life Science — 2003. — Vol. 46, № 5. — P. 522–530.
41. Chen Q., Cao A., Qi Z., Zhang W., Chen P. Structural Changes of 2V Chromosome of *Haynaldia villosa* Induced by Gametocidal Chromosome 3C of *Aegilops triuncialis* // Agricultural Sciences in China. – 2008 – Vol. 7, № 7. – P. 804–811.
42. Endo T.R., Gill B.S. The deletion stocks of common wheat // The Journal of Heredity. – 1996. – Vol. 87, № 4. – P. 295–307.
43. Endo T.R., Yamamoto M., Mukai Ya. Structural changes of chromosome 1R induced by a gametocidal chromosome // Jpn. J. Genet. – 1994. – Vol. 69. – P. 13–19.
44. Ogihara Ya., Hasegawa K., Tsujimoto H. High-resolution cytological mapping of the long arm of chromosome 5A in common wheat using a series of deletion lines induced by gametocidal (Gc) genes of *Aegilops speltoides* // Mol Gen Genet. – 1994. – Vol. 244. – P. 253–259.
45. Endo T.R., Tsunewaki K. Sterility of common wheat with *Aegilops triuncialis* cytoplasm // Heredity. – 1975 – Vol. 66. – P. 13–18.
46. Sarma R.N., Fish L., Gill B.S., Snape J.W. Physical characterization of the homoeologous group 5 chromosomes of wheat in terms of rice linkage blocks, and physical mapping of some important genes // Genome. – 2000. – Vol. 43. – P. 191–198.
47. Tsujimoto H., Noda K. Structure of chromosome 5A of wheat speltoid mutants induced by the gametocidal genes of *Aegilops speltoides* // Genome. – 1989. – Vol. 32. – P. 1085–1090.
48. Shi F., Endo T.R. Genetic induction of structural changes in barley chromosomes added to common wheat by a gametocidal chromosome derived from *Aegilops cylindrica* // Genes Genet. Syst. – 1999. – Vol. 74. – P. 49–54.

49. Endo T.R. Cytological dissection of barley genome by the gametocidal system // *Breeding Science*. — 2009. — Vol. 59. — P. 481–486.
50. Антонюк М.З., Маньковська О.С., Бодильова М.В., Терновська Т.К. Геномний стрес в інтрогресивних лініях як наслідок дії гаметоцидної хромосоми 4S<sup>1</sup> // Фактори експериментальної еволюції організмів. Зб. наукових праць. — Т. 6. — Київ: Логос, 2009. — С. 34–39.
51. Alleman M., Doctor J. Genomic imprinting in plants: observations and evolutionary implications // *Plant Molecular Biology*. — 2000. — Vol. 43. — P. 147–161.
52. Arnaud Ph., Feil R. MEDEA takes control of its own imprinting // *Cell*. — 2006. — Vol. 124. — P. 468–470.
53. Schubert D., Goodrich J. Plant Epigenetics: MEDEA's children take centre stage // *Current Biology*. — 2003. — Vol. 13, № 16. — P. R638–R640.
54. Scott R.J., Spielman M. Epigenetics: imprinting in plants and mammals — the same but different? // *Current Biology*. — 2004. — Vol. 14, № 5. — P. R201–R203.
55. Cavanagh C., Morell M., Ian Mackay I., Powell W. From mutations to MAGIC: resources for gene discovery, validation and delivery in crop plants // *Current Opinion in Plant Biology*. — 2008. — Vol. 11. — P. 215–221.
56. Mujeeb-Kazi A., Rajaram S. Transferring alien genes from related species and genera for wheat improvement // *FAO Plant Production and Protection Series*. — 2002. — № 30. — P. 456–459.
57. Friebe B., Zhang P., Nasuda S., Gill B. S. Characterization of a knock-out mutation at the Gc2 locus in wheat. // *Chromosoma*. — 2003. — Vol. 111. — P. 509–517.
58. Masoudi-Nejad A., Nasuda S., McIntosh R.A., Endo T.R. Transfer of rye chromosome segments to wheat by a gametocidal system // *Chromosome Research*. — 2002. — № 10. — P. 349–357.
59. Taylor D.R., Ingvarsson P.K. Common features of segregation distortion in plants and animals. // *Genetica*. — 2003. — Vol. 117. — P. 27–35.

Представлено О.В. Дубровною

Надійшла 15.03.2010

## ГАМЕТОЦИДНЫЕ ГЕНЫ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ *AEGILOPS L.*

О.С. Маньковская, М.З. Антонюк

Национальный университет "Киево-Могилянская академия"

Украина, 04070, г. Киев, ул. Г. Сковороды, 2  
e-mail: tern@ukma.kiev.ua

Проанализированы источники мировой литературы о гаметоцидных хромосомах и гамето-

цидных генах у злаковых растений. Приведена история открытия гаметоцидных хромосом, предположительный механизм действия гаметоцидных генов. Дана информация о разнообразии гаметоцидных генов и их свойств у разных видов эгилопса. Охарактеризованы типы гаметоцидного действия хромосом. Обобщены сведения про гены — супрессоры гаметоцидных генов у злаков. Приведены примеры применения гаметоцидных генов в генетике пшеницы и других злаков для создания линий пшеницы с хромосомными перестройками и их использования для делеционного картирования. Очерчена перспектива использования гаметоцидных генов как одного из механизмов индукции хромосомных перестроек в работах по хромосомной инженерии.

*Ключевые слова:* гаметоцидная хромосома, гаметоцидные гены, эгилопс, хромосомные перестройки.

## GAMETOCIDAL GENES OF *AEGILOPS* *L. SPECIES*

O.S. Mankovska, M.Z. Antonyuk

National University of "Kyiv-Mohyla Academy"  
Ukraine, 04070, Kiev, G. Skovoroda st., 2  
e-mail: tern@ukma.kiev.ua

The review of world literature, devoted to gametocidal chromosomes and gametocidal genes is done. The history of gametocidal chromosomes investigation and supposed mode of gametocidal genes action are presented. The information considering gametocidal genes diversity and their characteristics in different *Aegilops* species is represented. The gametocidal genes action is characterized. The information about suppressors of gametocidal genes is summarized. Some examples of gametocidal genes utilization for wheat lines with chromosomal rearrangements development and their use for deletion mapping in wheat and other *Triticeae* genetics are demonstrated. The promise of gametocidal genes usage as one of chromosome rearrangements induction mechanisms in chromosomal engineering works is outlined.

*Key words:* gametocidal chromosome, gametocidal genes, *Aegilops*, chromosomal rearrangements.