

Функциональное состояние генома

УДК 631.52:575.222.78:57.21

АКТИВНОСТЬ СИНТЕЗА РНК И ДНК В КЛЕТОЧНЫХ ОРГАНЕЛАХ У СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР В СВЯЗИ С ГЕТЕРОЗИСОМ

А.Д. МАМЕДОВА

У разных сельскохозяйственных видов (огурец *Cucumis sativus* L., баклажан *Solanum melongena* L., кукуруза *Zea mays* L.) провели оценку особенностей перестройки наследственного аппарата у гетерозисных гибридов в сравнении с родительскими формами на основе измерения содержания нуклеиновых кислот в ядрах, митохондриях и хлоропластах. Такой комплексный подход к изучению функционального состояния клеточного генома позволил получить более полное представление о реализации активности указанных структур при проявлении гетерозисного эффекта. Так, у всех гибридных комбинаций (независимо от видовой принадлежности) содержание ДНК в расчете на одну клетку в тканях листа было выше, чем у родительских сортов. Отмечалось уменьшение числа клеток в расчете на единицу площади поверхности листа, в то время как размер самих клеток увеличивался. У гетерозисных гибридов вклад в повышение энергообеспеченности клетки могут вносить и митохондрии, и хлоропласти. В этом, возможно, и заключается комплементарность взаимодействия генетических систем указанных клеточных органелл. Также есть основания полагать, что в том случае, если ядерная, митохондриальная и хлоропластовая генетические системы клетки функционируют с повышенной нагрузкой, у гибрида, который при этом получает больше энергии для усиления процессов биосинтеза пластических веществ, может, как следствие, проявиться высокий гетерозисный эффект. Установление наиболее общих закономерностей перестройки в генетическом аппарате гибридных организмов у различных сельскохозяйственных культур позволяет рекомендовать определение содержания ДНК в соматической клетке для прогнозирования гетерозиса.

Ключевые слова: гетерозис, РНК, ДНК, ядра, митохондрии, хлоропласти, клетка.

Keywords: heterosis, RNA, DNA, nucleus, mitochondria, chloroplasts, cell.

Выявлению молекулярных механизмов, лежащих в основе гетерозисного эффекта, посвящены многочисленные исследования. В тканях у гибридных организмов на разных этапах развития изучали активность ряда ферментов (1-5), белковый полиморфизм (6-8), активность биосинтетических процессов (9-11), содержание биологически активных соединений (12), функциональную активность хлоропластов (13-17) и митохондрий (18-20).

Большое внимание уделялось оценке состояния наследственного аппарата при гетерозисе. В результате был установлен факт увеличения содержания нуклеиновых кислот в соматической клетке гетерозисных гибридов у пшеницы (21, 22), а в дальнейшем и у других сельскохозяйственных культур (23-25), что свидетельствует о наличии у таких гибридов механизмов регуляции, способствующих редупликации молекул ДНК, приводящей к соматической полиплоидизации ядер, образованию повторов и экстракопий ДНК в масштабе отдельных генетических локусов и всего генома (26, 27).

Пока что не имеется достаточно экспериментальных данных для разработки единой теории гетерозиса, поэтому любые исследования в этой области не утратили актуальности.

В настоящей работе была предпринята попытка дать комплексную характеристику изменениям в функциональной активности генетического аппарата у некоторых сельскохозяйственных культур с учетом локализации его компонентов в различных структурах клетки (ядрах, митохондриях, хлоропластах).

Методика. В исследовании использовали полученные в различных вариантах скрещивания сортов и образцов гетерозисные гибриды огурца

Cucumis sativus L. (Дин-зо-сн × Ива, Ива × Дин-зо-сн, Ива × Анышанский, Кировабадский улучшенный × Щедрый 118, Парад × Щедрый 118), баклажана *Solanum* sp. (Ереванский 2 × Г 10), кукурузы *Zea mays* L. (ГБ 2501 × МК 22, МК 22 × ОК 18, Ви 73 × ОК 18) и их родительские формы (гибриды огурцов и баклажанов были получены в Азербайджанском НИИ овощеводства, кукурузы — в Институте генетики и селекции АН Азербайджана). Образцы гибридов F₁ овощных культур и их родительских форм выращивали в условиях оранжереи, кукурузы — на опытном участке Института генетических ресурсов АН Азербайджана. В течение вегетационного периода проводили необходимые агротехнические обработки, выполняли фенологические наблюдения, учитывали продуктивность растений.

В fazu массового цветения в материале из листьев гибридных и родительских форм определяли массу одной клетки, содержание нуклеиновых кислот в клетках, структурное состояние ДНК, содержание РНК и ДНК в митохондриях и хлоропластах. Для учета числа клеток в образцах использовали модифицированный метод Брауна (28).

Митохондрии из листьев выделяли дифференциальным центрифугированием очищенного гомогената ткани на холода (при +4 °C) в калий-фосфатном буфере ($1/15$ M, pH 7,4), содержащем сахарозу (0,5 M) и EDTA (0,005 M) (соотношение объема растительного материала и среды для центрифугирования — 5:1). Гомогенат отжимали через двойной слой полотна и центрифugировали 15 мин при 3000 g для удаления ядер, пластид, клеточных оболочек и других фрагментов. Супернатант для осаждения митохондрий центрифугировали 20 мин при 8000-9000 g. Полученный осадок суспендировали в калий-фосфатном буфере ($1/15$ M, pH 7,0) с сахарозой (0,5 M). Чистоту препарата митохондрий оценивали энзиматически (29). Полученную суспензию митохондрий использовали для определения нуклеиновых кислот. Хлоропласти выделяли в среде, содержащей сахарозу (0,4 M), Трис-HCl буфер (0,05 M, pH 7,4), NaCl (0,01 M) и MgCl₂ (0,03 M). Гомогенат отжимали через двойной слой полотна и центрифугировали 5 мин при 200 g для удаления ядер, клеточного дебриса и других фрагментов. Супернатант центрифугировали 15 мин при 1500 g. Надосадочную жидкость удаляли, осадок хлоропластов ресуспендировали в той же среде и снова центрифугировали при указанных выше оборотах; процедуру повторяли дважды. Чистоту препарата хлоропластов контролировали под световым микроскопом. Выделенные хлоропласти и митохондрии обрабатывали этиловым спиртом до получения бесцветного фильтрата, затем промывали холодной дистиллированной водой, 0,2 н. хлорной кислотой, снова дистиллированной водой, еще раз этиловым спиртом, смесью этилового спирта и серного эфира (1:1) и эфиром.

Общее количество нуклеиновых кислот в растительных клетках устанавливали по методу R.H. Nieman и Z.L. Poulsen (30). Содержание нуклеиновых кислот в митохондриях и хлоропластах определяли спектрофотометрически по Шмидту-Тангаузеру в модификации В.Г. Конарева (31). Для изучения фракционного состава ДНК осуществляли ступенчатое воздействие на хроматин растворами разной ионной силы и проводили его депротеинизацию, что позволяло разделять клеточную ДНК на свободную или слабосвязанную, функционально активную (лабильная ДНК); полностью блокированную гистонами (стабильная ДНК); прочно связанную (остаточная ДНК) (32).

Данные анализов обрабатывали статистически (33).

Результаты. В первой серии исследований было изучено общее содержание нуклеиновых кислот у родительских и гибридных форм овощ-

ных культур, при этом основное внимание уделялось оценке этого показателя в расчете на клетку (табл. 1). В трех изученных гибридных комбинациях использовали сорт огурца Ива, который в качестве материнской формы скрещивался с сортами Дин-зо-сн и Аньшанский, в качестве отцовской — с сортом Дин-зо-сн.

1. Продуктивность и содержание нуклеиновых кислот в листьях у гибридов овощных культур и их родительских форм

Сорт, гибрид	Продуктивность одного растения, кг	Содержание на сухую массу листа, мг% ($X \pm x$)		РНК/ДНК	Содержание на клетку, $\times 10^{-12}$ г		Масса клетки, $\times 10^{-9}$ г	Число клеток, $\times 10^6$
		РНК	ДНК		РНК	ДНК		
О г у р е ц <i>Cucumis sativus</i> L.								
Дин-зо-сн	2,50	1553,7±14,2	70,4±0,2	22,08	26,7	1,21	1,73	57,20
Ива	1,60	1550,5±14,0	71,8±2,5	21,60	24,5	1,13	1,58	64,70
Аньшанский	2,25	1511,3±24,4	50,1±0,6	30,15	29,9	0,99	1,98	43,43
Дин-зо-сн × Ива (гетерозис, %)	3,38 (35,2)	1588,0±15,3	88,1±1,6	18,02	25,6	1,97	2,24	39,50
Ива × Дин-зо-сн (гетерозис, %)	2,80 (12,0)	1341,0±28,1	86,2±4,1	15,56	27,5	1,77	2,05	46,00
Ива × Аньшанский (гетерозис, %)	2,38 (5,8)	1324,3±13,6	57,7±1,1	22,95	38,8	1,69	2,93	40,16
Б а к л а ж а ны <i>Solanum melongena</i> L.								
Ереванский 3	1,30	564,7±10,1	43,2±0,6	13,08	29,6	2,26	5,24	25,65
Г 10	0,50	608,2±4,5	32,7±0,3	18,59	34,1	1,83	5,60	22,19
Ереванский 3 × Г 10 (гетерозис, %)	1,60 (23,0)	566,7±5,8	39,6±0,6	14,31	34,2	2,43	6,15	20,45

Гибрид Дин-зо-сн × Ива характеризовался как наиболее продуктивный и высокогетерозисный, в варианте, где сорт Ива служил материнской формой, продуктивность снижалась. Комбинация Ива × Аньшанский оказалась самой низкоурожайной и низкогетерозисной.

По количеству РНК в расчете на сухую массу листа все три взятые в исследование сорта не различались между собой и высокогетерозисный гибрид Дин-зо-сн × Ива имел практически тот же показатель. У двух других гибридов (Ива × Дин-зо-сн и Ива × Аньшанский) содержание РНК снижалось приблизительно на 15 % по сравнению с таковым у родительских сортов. У прямого и обратного гибридов при скрещивании сортов Дин-зо-сн и Ива количество ДНК в расчете на сухую массу листа было выше, чем у родительских форм, приблизительно на 20 %, а у низкогетерозисной гибридной комбинации Ива × Аньшанский оказалось промежуточным относительно показателей у родительских форм, уклоняясь в сторону худшего из родителей. У всех гибридов отношение РНК/ДНК было ниже, чем у родительских сортов.

При оценке содержания нуклеиновых кислот в расчете на клетку листа установили, что у высокогетерозисного гибрида Дин-зо-сн × Ива количество РНК оказалось промежуточным по сравнению с зарегистрированным у родительских сортов. У менее продуктивного обратного гибрида количество РНК в расчете на клетку было несколько выше. Но следует отметить, что у сортов Дин-зо-сн и Ива, а также у их прямого и обратного гибридов этот показатель был приблизительно одинаковым. Сорт Аньшанский характеризовался наиболее высоким количеством РНК в расчете на клетку, а у низкогетерозисного гибрида Ива × Аньшанский анализируемый показатель превышал аналогичный у лучшего из родителей приблизительно на 30 %.

Для всех гибридных комбинаций отмечалось увеличение содержания ДНК в расчете на одну клетку листа. Причем для высокогетерозисного гибрида Дин-зо-сн × Ива оно составило приблизительно 63 % от зафиксированного у лучшей по этому показателю формы — сорта Дин-зо-

сн, у двух других гибридов (Ива × Дин-зо-сан и Ива × Аньшанский) с меньшим эффектом гетерозиса — приблизительно 50 % от величины у лучшей по этому параметру родительской формы для каждой комбинации скрещивания. При этом у гибридов огурца число клеток на единицу площади листа уменьшалось, а размер самих клеток увеличивался.

Изучение всех вышеназванных показателей у баклажана сортов Ереванский 3 и Г 10 и гибрида, полученного при их скрещивании, выявило те же закономерности. По содержанию РНК (в расчете как на сухую массу листа, так и на одну клетку) гибрид не превосходил родительские формы. По содержанию ДНК в расчете на сухую массу гибрид также занимал промежуточное положение относительно родительских сортов. Однако определение количества ДНК в расчете на клетку позволило выявить преимущество гибрида по этому параметру. Число клеток на единицу площади у гибрида уменьшалось, тогда как сами клетки становились крупнее.

Следовательно, изучение содержания нуклеиновых кислот у овощных культур показало, что количество РНК в расчете как на сухую массу листа, так и на одну клетку у гетерозисных гибридов изменялось по-разному — могло превышать таковое у лучшего родительского сорта, занимать промежуточное положение между показателями у родительских сортов и, наконец, снижаться по сравнению с последними. Вероятно, содержание РНК зависит от того, на каком этапе онтогенетического развития находится растение: очевидно, что в активно метаболизирующей ткани оно будет наиболее высоким.

Количество ДНК в расчете на сухую массу листа у всех гибридных комбинаций овощных культур имело некоторую тенденцию к увеличению или сохранялось на уровне значений у лучшего из родителей. Расчет отношения РНК/ДНК показал, что у всех гибридов оно уменьшалось. Однако в пересчете на клетку количество ДНК у всех гибридных комбинаций, как оказалось, становилось выше, чем у родительских форм, поскольку у гибридов клетки крупнее, а их число на единицу площади листа меньше.

Далее нам представлялось важным исследовать фракционный состав ДНК у родительских форм и их гетерозисных комбинаций. В этой серии исследований общее содержание нуклеиновых кислот пересчитывали на сырую массу растительного материала (табл. 2).

2. Содержание РНК и фракций ДНК (на сырую массу, мг%) в тканях листа у гибридов огурца и кукурузы и их родительских форм ($X \pm x$)

Сорт, образец, гибрид	РНК	Фракция ДНК			РНК/ДНК	
		лабильная	стабильная	остаточная		
О г у р е ц <i>Cucumis sativus</i> L.						
Кировабадский улучшенный	175,3±1,9	3,70±0,02	6,60±0,10	0,40±0,03	10,7	16,4
Щедрый 118	160,4±2,0	4,00±0,05	6,30±0,02	1,40±0,01	11,7	13,7
Кировабадский улучшенный × Щедрый 118	213,9±1,1	5,20±0,04	7,40±0,15	1,40±0,01	14,0	15,3
Парад	170,4±0,9	2,40±0,07	6,40±0,05	0,70±0,03	11,5	14,8
Щедрый 118	160,4±2,0	4,00±0,05	6,30±0,02	1,40±0,01	11,7	13,7
Парад × Щедрый 118	165,5±1,5	4,50±0,10	7,00±0,06	0,70±0,03	12,2	13,6
К у к у р у з а <i>Zea mays</i> L.						
ГБ 2501	101,8±2,4	8,00±0,02	6,80±0,01	1,20±0,02	16,0	6,4
МК 22	86,9±2,7	7,10±0,08	8,40±0,02	1,20±0,03	16,8	5,2
ГБ 2501 × МК 22	138,7±1,8	8,10±0,02	9,50±0,05	1,30±0,01	18,9	7,3
МК 22	86,9±2,7	7,10±0,08	8,40±0,02	1,20±0,03	16,8	5,2
ОК 18	127,0±0,2	5,80±0,03	6,90±0,03	1,00±0,02	13,7	9,3
МК 22 × ОК 18	149,5±0,9	7,50±0,05	8,50±0,07	1,10±0,03	17,2	8,7
Bi 73	113,5±0,2	5,60±0,02	6,10±0,03	0,50±0,02	12,2	9,3
ОК 18	127,0±0,2	5,80±0,03	6,90±0,03	1,00±0,02	13,7	9,3
Bi 73 × ОК 18	116,1±0,4	7,50±0,06	6,20±0,02	1,10±0,02	14,8	7,8

Из приведенных данных следует, что у всех изученных вариантов

огурца тотальная ДНК была представлена главным образом стабильной формой, содержание которой колебалось в пределах 52,9-67,4 %. На долю лабильной ДНК приходилось 25,2-36,9 %. Остальная ДНК определялась в виде остаточной фракции.

Гибрид огурца Кировабадский улучшенный × Щедрый 118 превосходил родителей по содержанию РНК и суммарной ДНК. Содержание РНК у этой гибридной комбинации составляло 213,9 мг% против соответственно 175,3 и 160,4 мг%, ДНК — 14,0 мг% против 10,7 и 11,7 мг% у родительских форм. Высокое содержание тотальной ДНК в листьях у гибрида огурца было обусловлено увеличением как ее лабильной, так и стабильной фракций. Равномерный рост количества лабильной и стабильной ДНК связан, по-видимому, с образованием многочисленных эндополиплоидных клеток в гибридном организме. У гибрида огурца Парад × Щедрый в сравнении с родительскими сортами также отмечалось увеличение количества тотальной ДНК за счет ее лабильной и стабильной фракций. Подобный факт может свидетельствовать в пользу утверждения, что скрещивание не приводит к простому суммированию родительских свойств. Вероятно, при гибридизации генетический аппарат начинает функционировать так, чтобы обеспечить более активный синтез необходимых пластических веществ, например благодаря транскрипции с большего числа копий при неизменной скорости ферментативных реакций. Увеличение количества генетического материала за счет эндополиплоидии создает условия для усиления биосинтетических процессов у гибридов.

Определение содержания РНК и фракционного состава ДНК у кукурузы подтвердило выводы исследований на огурце. Изученные гибриды кукурузы по состоянию ДНК и синтезу РНК также значительно отличались от родителей, характеризуясь высоким содержанием нуклеиновых кислот. У гибридов ГБ 2501 × МК 22 и МК 22 × ОК 18 количество суммарной ДНК увеличивалось за счет как лабильной, так и стабильной фракции, у гибрида Ви 73 × ОК 18 — за счет лабильной фракции.

Однако генетическая программа растительной клетки реализуется не только на уровне ядерного генома. Важную роль в энергообеспечении играют митохондрии и хлоропласты, и изменение генетического материала у этих клеточных структур при гибридизации позволяет оценить энергоемкость изучаемых систем.

3. Содержание нуклеиновых кислот в митохондриях и хлоропластах (на сухое вещество цитоплазматических органелл, мг%) у гибридов огурца и кукурузы и их родительских форм ($X \pm x$)

Сорт, образец, гибрид	Митохондрии			Хлоропласти		
	РНК	ДНК	РНК/ДНК	РНК	ДНК	РНК/ДНК
О г у р е ц <i>Cucumis sativus</i> L.						
Кировабадский улучшенный	2500,6±12,2	588,5±2,5	4,3	1122,4±9,3	133,3±1,2	8,4
Щедрый 118	2003,8±14,9	438,9±15,3	4,6	841,8±8,2	108,4±0,8	7,8
Кировабадский улучшенный × Щедрый 118	2359,6±8,0	585,2±2,2	4,0	1316,6±8,7	156,4±1,6	8,4
Парад	2071,7±17,3	445,9±6,9	4,6	993,6±6,0	168,7±1,9	5,9
Щедрый 118	2003,8±14,9	438,9±15,3	4,6	841,8±8,2	108,4±0,8	7,8
Парад × Щедрый 118	2045,2±8,0	440,7±9,5	4,6	1025,0±5,3	169,9±1,5	6,0
К у к у р у з а <i>Zea mays</i> L.						
Ви 73	1549,6±4,8	277,3±6,1	5,6	1785,2±12,0	405,1±3,0	4,4
ОК 18	1610,8±4,8	163,7±1,5	9,8	2090,5±71,5	365,3±1,4	5,7
Ви 73 × ОК 18	2013,3±2,2	260,0±1,6	7,7	2495,2±15,0	382,5±8,4	6,5
Ви 73	1549,6±4,8	277,3±6,1	5,6	1785,2±12,0	405,1±3,0	4,4
МК 22	1950,3±3,0	198,7±2,3	9,8	2673,7±19,4	345,9±2,0	7,7
Ви 73 × МК 22	1959,5±1,1	299,6±13,1	6,5	2241,9±18,5	390,9±2,1	5,7

По содержанию митохондриальной РНК гибридные комбинации огурца занимали среднее положение относительно исходных компонентов,

по содержанию митохондриальной ДНК — приближались к лучшей по этому показателю родительской форме (табл. 3). Что же касается хлоропластной РНК, то обе гибридные комбинации по этому показателю пре-восходили соответствующие родительские сорта: гибрид Кировабадский улучшенный × Щедрый — на 74,2 %, гибрид Парад × Щедрый 118 — на 11,7 %. Такое же резкое различие между гибридами и родительскими формами наблюдалось по содержанию хлоропластной ДНК. Для обеих гибридных комбинаций оно было выше средних показателей у родителей соответственно на 35,6 и 31,4 мг% сухого вещества хлоропластов. Это свидетельствует о лучшей энергообеспеченности гибридов огурца по сравнению с родительскими сортами за счет повышения функциональной активности хлоропластной системы.

Изучение цитоплазматических генетических систем у кукурузы показало, что у исследуемых гибридов этой культуры (в отличие от огурца) подобной активации синтеза нуклеиновых кислот в хлоропластах не происходит. Так, Bi 73 × МК 22 занимал промежуточное положение относительно родителей по содержанию нуклеиновых кислот, Bi 73 × ОК 18 — промежуточное положение по количеству хлоропластной ДНК.

В то же время у гибридов кукурузы активировался синтез нуклеиновых кислот в митохондриях. Так, увеличение количества митохондриальной РНК у Bi 73 × ОК 18 составило 27,4 %, у Bi 73 × МК 22 — 12,0 % по сравнению с отмеченным у родителей. При этом по уровню синтеза митохондриальной ДНК гибрид Bi 73 × ОК 18 приближался к лучшей по этому показателю родительской форме, а Bi 73 × МК 22 превосходил материнскую и отцовскую форму соответственно на 22,3 и 100,9 мг%.

Следовательно, изучение цитоплазматических генетических систем у гетерозисных гибридов огурца и кукурузы показало, что у первой культуры они превосходили родительские сорта по количеству нуклеиновых кислот в митохондриях. Это может указывать на высокую функциональную активность митохондриального генома клетки, что, в свою очередь, способно стать предпосылкой для высокой скорости энергетических и пластических процессов в этих органеллах у гибридных комбинаций. Напротив, у гетерозисных гибридов кукурузы по сравнению с родителями выше количество генетического материала в хлоропластах, что, вероятно, повышает активность пластических и энергообразующих процессов в них.

Таким образом, комплексный подход к изучению функционального состояния ядерного, митохондриального и хлоропластного генома позволил получить более полное представление о реализации активности указанных структур при проявлении гетерозисного эффекта. У всех изученных гибридных комбинаций (независимо от видовой принадлежности) содержание ДНК в тканях листа в расчете на клетку выше, чем у родительских сортов. При этом происходит уменьшение числа клеток на единицу площади листовой поверхности, в то время как размер самих клеток увеличивается. Установление наиболее общих закономерностей перестройки генетического аппарата у гибридов дает возможность обоснованно рекомендовать определение содержания ДНК в отдельной соматической клетке для прогнозирования гетерозисного эффекта. У гетерозисных гибридов в общую повышенную энергообеспеченность клетки могут вносить вклад и митохондриальная, и хлоропластная система, в чем, возможно, и заключается их комплементарное взаимодействие. Кроме того, имеются основания полагать, что в том случае, если ядерная, митохондриальная и хлоропластная генетические системы клетки растения функционируют с повышенной нагрузкой, у гибрида, который при этом получает больше энергии для усиления процессов биосинтеза пластических веществ, мож-

но, как следствие, ожидать проявления высокого гетерозисного эффекта.

Автор благодарит сотрудников Азербайджанского НИИ овощеводства за помощь в определении гетерозисного эффекта у гибридов огурца и баклажана, а также коллег по Институту генетики и селекции АН Азербайджана за выполнение работ по оценке гетерозиса у гибридов кукурузы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Вайшля О.Б. Факторный анализ показателей фотосинтеза, дыхания и продуктивности у гетерозисных гибридов и родительских линий *Pisum sativum* L. Исследовано в России (электронный журнал), 2004, 15: 144-163. <http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2004/015>.
2. Хоменко Т., Дука М., Порт А., Гусева Л., Оздемир Д. Физиолого-биохимический аспект явления гетерозиса у огурца *Cucumis sativus* L. *Studia universitatis. Revist stiintifica a Universitatii de Stat din Moldova, Biologie Seria «Stinte ale naturii»*, 2007, 7: 82-89.
3. McDaniel R.G., Frankel R. Biochemical and physiological basis of heterosis. *Crit. Rev. Plant Sci.*, 1986, 4(3): 227-246.
4. Kamal Kumar R., Amutha R., Muthulakshmi S., Mareeswari P., Baby Rani W. Screening of dioecious papaya hybrids for papain yield and enzyme activity. *Research Journal of Agriculture and Biological Sciences*, 2007, 3(5): 447-449.
5. Singh B.K., Sharma S.R., Singh B. Heterosis for superoxide dismutase, peroxidase and catalase enzymes in the head of single cross-hybrids of cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata*). *Journal of Genetics (Indian Academy of Sciences)*, 2010, 89(2): 217-221.
6. Костышин С.С. Полифункциональность гетерозиса кукурузы. Докт. дис. Черновцы, 1984.
7. Смирнова Е.В. Белковые маркеры сортов и гибридов огурца и перспективы их использования в селекции и семеноводстве. Автореф. докт. дис. СПб, 2000.
8. Смагрова Г., Palii A., Rotari A. Protein polymorphism and heterosis of maize. *Stiinta Agricola*, 2005, 2: 3-7.
9. Еркеев М.И., Кудоярова Г.Р. Изучение активности белок синтезирующей системы у четырех гибридов кукурузы. *Физиология растений*, 1981, 28: 880-882.
10. Гильзетдинов Ш.Я., Яхин И.А., Ивлева Л.А. Содержание нуклеиновых кислот и белка в клетках эмбриональных и дифференцированных тканей родительских форм гетерозисных гибридов кукурузы. *Физиология и биохимия культурных растений*, 1978, 10(6): 601-607.
11. Titok V., Yurekova S., Khotyleva L. The role of energy metabolism in heterosis formation in plants. Proc. The Fourth International Iran & Russia Conference «Agriculture and natural resources». Iran, 2008: 418-424.
12. Махков Ф.Ф., Закраевская Л.Е. Содержание витаминов группы В в семенах родительских форм и гибридов кукурузы и подсолнечника в связи с комбинационной способностью линий. В кн.: Гетерозис сельскохозяйственных растений, его физиологобиохимические и биофизические основы. М., 1975: 36-41.
13. Вайшля О.Б. Физиологобиохимические особенности продукционного процесса гетерозисных гибридов и родительских форм *Pisum sativum* L. Докт. дис. Иркутск, 2004.
14. Якубова М.М. Функциональные особенности и структурная организация фотосинтетического аппарата с высокой активностью. Докт. дис. Душанбе, 1984.
15. Алиев Р.Т., Мамедова А.Д., Азизов И.В. Содержание нуклеиновых кислот и активность фотохимических реакций у томатов в связи с гетерозисом. *Сельскохозяйственная биология*, 1986, 21(4): 67-70.
16. Гончарова Ю.К. Наследование признаков, определяющих физиологический базис гетерозиса у гибридов риса. *Сельскохозяйственная биология*, 2010, 45(5): 72-78.
17. Fujimoto R., Taylor J.M., Shirasawa S., Peacock W.J., Dennis E.S. Heterosis of *Arabidopsis* hybrids between C24 and Col is associated with increased photosynthesis capacity. *PNAS USA*, 2012, 109(18): 7109-7114.
18. Яковлев А.П., Тукеева М.И., Раськова Н.В. Окислительная и фосфорилирующая активность митохондрий кукурузы в связи с гетерозисом. *Физиология растений*, 1971, 8(4): 772-776.
19. Sen D. An evaluation of mitochondrial heterosis and in vitro mitochondrial complementation in wheat, barley and maize. *Theor. Appl. Genet.*, 1981, 59(3): 153-160.
20. Dahaal D., Mooney B.P., Newton K.J. Specific changes in total and mitochondrial proteomes are associated with higher levels of heterosis in maize hybrids. *Plant J.*, 2012, 72(1): 70-78.
21. Али-Заде М.А., Алиев Р.Т. Увеличение содержания ДНК в клетках гетерозисных гибридов пшеницы. Докл. АН АзербССР, 1973, 29(1): 72-74.
22. Алиев Р.Т. Цитофотометрическое определение содержания ДНК у гибридов пшеницы (F_1) и их родительских форм. Мат. IV съезда генетиков и селекционеров Азербайджана. Баку, 1981: 24.
23. Должицкая А.Г., Костышин С.С., Мойса И.И., Зозуля А.И. Изучение со-

- держания нуклеиновых кислот и азота в проростках гетерозисных гибридов кукурузы и их исходных форм. В сб.: Природа гетерозиса и пути его использования в растениеводстве. Уфа, 1982: 87-92.
24. Чугункова Т.В., Шевцов И.А., Дубровная О.В. Содержание ДНК в инбредных линиях и гибридах сахарной свеклы в связи с селекцией на гетерозис. Сельскохозяйственная биология, 1985, 20(7): 31-34.
 25. Алиев Р.Т., Мамедова А.Д. О механизме повышения содержания ДНК в клеточных ядрах гетерозисных гибридов пшеницы и томатов. Сельскохозяйственная биология, 1987, 6: 9-12.
 26. Конарев В.Г., Гильзетдинов Ш.Я., Ахметов Р.Р. Гетерозис и его проявление по данным биохимии и молекулярной генетики (обзор). Сельскохозяйственная биология, 1981, 16(3): 380-386.
 27. Гильзетдинов Л.Я., Ахметов Р.Р., Конарев В.Г. Активность эндополиплоидии и повторяемость рДНК у родительских форм гетерозисных гибридов растений. В кн.: Гетерозис. Минск, 1982: 178-189.
 28. Али-Заде М.А., Ахундова Э.М., Алиев Р.Т., Гаджиева Ш.И. Метод пересчета показателей относительного содержания веществ на одну клетку листа растений. Изв. АН АзербССР (сер. биол.), 1979, 6: 29-33.
 29. Кинцурashvili Д.Ф., Pruittze Г.Н., Durniashidze С.В. Внутриклеточная локализация цитохромоксидазы и пероксидазы в листьях виноградной лозы. Изв. АН ГрузССР (сер. Б.), 1980, 6(11): 45-56.
 30. Nieman R.H., Poulsen Z.L. Spectrofotometric estimation of nucleic acid of plant leaves. Plant Physiol., 1963, 38(1): 31-55.
 31. Конарев В.Г., Тютерев С.Л. Методы биохимии и цитохимии нуклеиновых кислот растений. В сб.: Научные труды ВИР. Л., 1970.
 32. Алексеев В.Г. Гетерогенность ДНК проростков пшеницы и активность генома. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, 1973, 52(1): 46-56.
 33. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М., 1985.

*Институт генетических ресурсов
НАН Азербайджана,
AZ 1106 Азербайджан, г. Баку, просп. Азадлыг, 155,
e-mail: afet.m@mail.ru*

*Поступила в редакцию
2 апреля 2012 года*

ACTIVITY OF RNA AND DNA SYNTHESIS IN CELLULAR ORGANELLES OF AGRICULTURES AS RELATED WITH HETEROSES

A.D. Mamedova

S u m m a r y

In some agricultural species (*Cucumis sativus* L., *Solanum melongena* L., *Zea mays* L.) the author estimated the features of hereditary apparatus rearrangement in heterotic hybrids in comparison with parental forms on basis of content of nucleic acids in nucleus, mitochondrion and chloroplast. Such complex approach to investigation of functional state of cellular genome permits to obtain more complete presentation of realization of activity these structures during heterosis effect. So, DNA content per one cell in leaf's tissue in all hybrid combinations was higher than in parental varieties. The number of cells per unit of square of leaf surface was lesser, while the size of one cell was larger. In heterotic hybrids both mitochondrions and chloroplasts may contribute to increasing of cell energy-supply. Probably, that it is manifestation of complementarity of coordinated action of genetic systems of these cellular organelles. One can suppose that in case of increased load on nuclear, mitochondrial and chloroplast genetic system of plant cell, the hybrid, which has raised energy-supply for biosynthesis of plastic matter, develops the high heterosis effect. The revelation of general mechanisms of functioning of genetic apparatus in hybrid forms of different agricultural crops permit to recommend the determination of DNA content in somatic cell for prediction of heterosis.

Новые книги

Трунов Ю.В., Самошенко Е.Г. и др.
Плодоводство. М.: изд-во «Колос», 2012, 415 с.

Приведены морфологические и биологические особенности многолетних плодовых растений, закономерности их онтогенеза, роста и плодоношения. Описаны современные технологии получения и оздоровления посадочно-го материала. Рассмотрены принципы закладки

сада, обработки почв, орошения и удобрения. Особое внимание удалено формированию плодовых деревьев, обрезке, уборке урожая. Рассказано о направлениях интенсификации плодоводства и особенностях возделывания слаборослых деревьев. Наряду с общими вопросами плодоводства изложены частные вопросы возделывания отдельных плодовых культур.