

В.А. ГОНТАРОВСКИЙ

Научно-производственное объединение «Маис»,
Днепропетровск

КОМПЛЕМЕНТАРНОЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ Rf-ГЕНОВ В ЦИТОПЛАЗМЕ МОЛДАВСКОГО ТИПА ЦМС КУКУРУЗЫ



Проведено изучение генетического контроля молдавского типа ЦМС кукурузы в межлинейных скрещиваниях Г380-3-1М×А392 и Г380-3-1М×W8, в которых наблюдается восстановление мужской фертильности несмотря на отсутствие у растений доминантного гена Rf₃. Установлено, что в этих исключительных комбинациях стерилизующее действие цитоплазмы преодолевается двумя доминантными аллелями одного локуса, которые обозначены символами Rf^A и Rf^B. Активность аллелей отмечается в разных фазах развития растений: Rf^A — в диплоидных клетках спорофита и Rf^B — в гаплоидных клетках микроспор. Возможно, у доминантных генотипов по главному гену Rf₃ аллель Rf^B усиливает действие последнего, выступая в роли его модификатора.

© В.А. ГОНТАРОВСКИЙ, 2003

Введение. Из четырех типов цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС), известных у кукурузы, молдавский (М) является наиболее распространенным, так как по количеству источников, в которых стерильность была открыта, он во много раз превосходит все другие вместе взятые. Стерилизующее действие М-цитоплазмы (в зарубежной литературе она часто имеет другое обозначение — S) преодолевается ядерным геном Rf₃, и в отличие от других типов процессы, ведущие к восстановлению фертильности, происходят не в диплоидных клетках спорофита, а в гаплоидных микроспорах [1–4]. Допускается также, что на экспрессивность гена Rf₃ могут оказывать модифицирующее влияние малые гены [5].

Сформулированная в 50–60-х годах прошлого столетия концепция генетического контроля молдавского типа не объясняет некоторые факты в поведении М-цитостерильных генотипов. В литературе имеются утверждения о том, что Rf₃ не единственный ген-восстановитель фертильности этого типа [6]. В своих исследованиях мы пришли к подобному заключению, обнаружив, что иной Rf-ген расположен в геноме инбредной линии А171 [7]. Мы столкнулись также с феноменом восстановления мужской фертильности в цитостерильных скрещиваниях между r_f₃-линиями, которые сами в М-цитоплазме являются стерильными [7]. Случаи восстановления фертильности у рецессивных гомозигот ЦИТ Mrf₃r_f₃ изучали в специальных исследованиях, результаты которых оказались настолько неожиданными, что заслуживают специальной публикации.

Материал и методы. Исследования проводили преимущественно на известных линиях отечественной и зарубежной селекции. Названия линий и некоторые комментарии к ним приводятся далее. Здесь же обращаем внимание только на линию Г380-3-1. Она до сих пор не упоминалась в литературе. Ее генотип по отношению к молдавскому типу ЦМС оказался на редкость специфичным. Г380-3-1 была выделена нами из образца кремнистой кукурузы под названием «линия Г380» после самоопыления и отбора растений по морфологии в четырех последовательных генерациях. Г380 считается одной из первых отечественных линий, полученной Б.П. Соколовым в 30-х годах из сорта Грушевская на Синельниковской селекционно-опытной станции (Днепропетровск) [8]. При самоопылении «линии Г380» в потомствах наблюдался широкий спектр изменчивости по многим признакам, характерный для

популяций, не подвергавшихся прежде тесному инбридингу. Наиболее вероятной причиной гетерозиготности представляется не столько непродолжительное самоопыление (в трех поколениях), которое провел Б.П. Соколов при селекции линии, сколько дальнейшие не известные нам события, вследствие которых линия «обогадилась» рецессивными дефектными и другими генами. Источником привнесенных генов, по-видимому, была желтозерная кремнистая кукуруза, возможно даже сам исходный сорт, учитывая, что по консистенции и окраске зерна «линия Г380» осталась однородной и при самоопылении расщепление по этим признакам отсутствовало.

В исследованиях применяли как простые скрещивания между линиями, так и более сложные — возвратные, насыщающие, трехлинейные. В качестве источника М-цитоплазмы использовали стерильные аналоги отдельных линий.

Контроль растений по мужской фертильности осуществляли при визуальном осмотре метелок во время цветения. Классификацию растений по этому признаку проводили по следующей шкале: класс 0 — полная стерильность, все или почти все стерильные пыльники находятся в закрытых колосках; класс 1 — полная стерильность, значительное или массовое количество стерильных пыльников выходит наружу; класс 2 — неполная стерильность, количество фертильных пыльников не превышает 25 %; класс 3 — частичная фертильность, количество фертильных пыльников составляет 25–75 %; класс 4 — неполная фертильность, количество фертильных пыльников составляет более 75 %, стерильные пыльники встречаются редко; класс 5 — полная фертильность.

Следует отметить, что пыльники у цветущей кукурузы с М-цитоплазмой, в отличие от других типов ЦМС, наряду с фертильной пылью часто имеют также пыльцу стерильную. Эта особенность М-типа при пользовании шкалой, которая является универсальной для всех типов ЦМС, игнорируется. Считая такие пыльники фертильными, мы допускаем таким образом некоторую условность.

В отдельных случаях визуальный осмотр метелок дополнялся анализом пыли под микроскопом при окраске ее в водном растворе йодистого калия [9]. Среди пыльцевых зерен выделяли два преобладающих типа: округлые, нормальных размеров, темно-фиолетового цвета, которые от-

носили к фертильным, и неправильной формы, желтые или коричневые, которые принимали за стерильные. К последним относили также другие реже встречаемые типы: округлые, окрашенные в желтый цвет, или мелкие, часто округло-угловатые, фиолетовой окраски различной интенсивности.

При анализе расщепления в потомствах для статистической оценки отклонений применяли метод χ^2 [10].

Результаты исследований и их обсуждение. Инбредные генотипы кукурузы с рецессивным аллеломорфом rf_3 при переводе в М-цитоплазму, который достигается с помощью насыщающих скрещиваний, приобретают признак мужской стерильности или частичной фертильности. При скрещивании между собой в М-цитоплазме эти генотипы дают потомства с подобным или близким выражением признака. Таким поведением характеризуется большинство инбредных линий. Особое положение занимает линия Г380-3-1. В этом отношении показательными являются данные сравнительного изучения одного и того же набора rf_3 -линий в параллельных скрещиваниях со стерильными аналогами Г380-3-1М и А357М. Из табл. 1 следует, что в скрещиваниях с А357М многие линии (А111, А619, СО106, FC18, Ч21) не обеспечивают полной стерильности, отмечаемой в скрещиваниях с Г380-3-1М. И здесь можно говорить о более высокой стерилизующей способности последней. Однако в скрещиваниях с двумя другими линиями — А392 и W8 — наб-

Таблица 1
Рецессивные rf_3 -линии в параллельных скрещиваниях со стерильными аналогами А357М и Г380-3-1М (1975 г.)

rf_3 -линия	Фертильность растений, в классах	
	А357М	Г380-3-1М
А73	0	0
А111	2	1
А334	0	0
А344	0	0-1
А392	1	5
А619	2-3	1
СО106	2	0-1
СО179	0	0
FC18	1-2	0
FC307	2	1-2
IuV132	0	0
Ч21	2	0-1
W8	2	4-5

Таблица 2
Доминантные Rf-линии в параллельных скрещиваниях со стерильными аналогами А357М и Г380-3-1М (1981 г.)

Rf-линия	Фертильность растений, в классах	
	А357М	Г380-3-1М
ДЭ1	5	5
А34	5	4
СО179МУВ(А34)	5	5
Б907ТУВ	5	3
А111МУВ(А116)	5	4
Ч21МВ(Б907ТУВ)	5	2
ЮV132МВ(Б907ТУВ)	5	5
А171	5	0
А619МУВ(Б907ТУВ)	5	5

Таблица 3
Анализ аллельных отношений Rf-генов в межлинейных скрещиваниях (1979 г.)

Название	Число растений	Распределение растений по группам, %		
		стерильные (0-1)	частично фертильные (2-3)*	фертильные (4-5)
Г380-3-1м	14	100,0	—	—
А392М	17	100,0	—	—
W8М	19	100,0	—	—
А392М×W8	113	100,0	—	—
Г380-3-1М×А392	39	—	12,8	87,2
Г380-3-1М×W8	40	—	45,0	55,0
Г380-3-1М×ДЭ1	31	—	—	100,0
Г380-3-1М×(А392×W8)	67	—	28,4	71,6
Г380-3-1М×(W8×ДЭ1)	209	20,1	20,6	59,3
Г380-3-1М×(А392×ДЭ1)	206	25,7	28,2	46,1

Примечание. К частично фертильным относятся растения преимущественно класса 3.

людается более чем обратная картина. Комбинации этих линий с Г380-3-1М оказываются фертильными в отличие от скрещиваний с А357М, где растения являются стерильными или с частичной фертильностью невысокого уровня. Повторное изучение скрещиваний Г380-3-1М×А392 и Г380-3-1М×W8 в последующие годы показало, что восстановление фертильности в этих комбинациях имеет достаточно устойчивый характер.

Специфичность генотипа линии Г380-3-1 проявляется также в скрещиваниях с Rf-доминантными генотипами. Приведенные в табл. 2 линии ДЭ1, Б907ТУВ, А34 и А171 являются восста-

новителями, способность которых преодолевать действие стерильной цитоплазмы (или компенсировать ее недостаток!) есть их естественное свойство. Другие восстановители являются аналогами известных линий. В качестве источника гена Rf₃ при их селекции использовали разные линии, они указаны в скобках.

Как видно из табл. 2, при одинаково высокой фертильности во всех скрещиваниях с А357М комбинации отдельных линий с Г380-3-1М имеют пониженную фертильность, а комбинация линии А171, восстановительная способность которой, как указывалось выше, обусловлена присутствием другого Rf-гена, является даже стерильной. Таким образом, генотип линии Г380-3-1 обладает повышенной стерилизующей способностью по отношению не только к некоторым рецессивным rf-линиям, но и Rf-доминантным. И восстановление мужской фертильности в скрещиваниях с линиями А392 и W8 воспринимается как такое исключение, за которым могут стоять не известные до сих пор механизмы генетического контроля.

Изложение результатов исследований, предпринятых для объяснения непонятных случаев, мы начинаем с характеристики исходных линий и их скрещиваний между собой в М-цитоплазме. Из табл. 3 видно, что линии А392 и W8, а также комбинация между ними в М-цитоплазме являются стерильными, как и Г380-3-1М. То обстоятельство, что восстановление мужской фертильности происходит в скрещиваниях между генотипами, которые сами в М-цитоплазме являются стерильными, не исключает того, что здесь существует комплементарное взаимодействие как минимум двух доминантных генов. Предположим, что одним из этих генов обладает Г380-3-1, обозначим его символом Rf^А.

Другой ген присутствует у А392 и W8. Из того факта, что последние в трехлинейном скрещивании с Г380-3-1М ведут себя так же, как и в индивидуальном простом, следует, что Rf-ген, по-видимому, находится у них в одном и том же локусе, который обозначим символом Rf^В.

Гипотезе о присутствии у линии А392 и W8 одного гена соответствуют результаты изучения аллельных отношений генов Rf^В и Rf₃ (табл. 3). В скрещиваниях, полученных по схеме Г380-3-1М × (Rf^В-линия × Rf₃-линия), наблюдается расщепление, где удельный вес стерильных растений близок

Таблица 4

Расщепление в последовательных поколениях возвратных скрещиваний линий А392, W8 и Г380-3-1 (1978–1994 гг.)

Название	Число растений	Распределение растений по классам						$\chi^2_{1,1}$	P>
		0	1	2	3	4	5		
Г380-3-1M×A392 ₂ , BC1	142	10	29	31	7	12	53	36,20	
Г380-3-1M×A392 ₃ , BC2	143	43	21	3	3	27	46	1,60	0,10
Г380-3-1M×A392 ₄ , BC3	42	22	1	3	5	10	1	0,38	0,50
Г380-3-1M×A392 ₅ , BC4	41	23	—	1	9	7	1	0,62	0,50
Г380-3-1M×A392 ₆ , BC5	94	46	1	2	2	28	15	0,00	0,90
Г380-3-1M×W8 ₂ , BC1	248	31	44	15	18	36	104	45,89	
Г380-3-1M×W8 ₃ , BC2	43	21	4	2	5	3	8	1,17	0,25
Г380-3-1M×W8 ₄ , BC3	58	31	1	2	12	12	—	0,62	0,25
Г380-3-1M×W8 ₅ , BC4	82	37	1	3	22	17	2	0,44	0,50
Г380-3-1M×W8 ₆ , BC5	84	38	1	1	12	28	4	0,43	0,50
Г380-3-1M×W8 ₇ , BC6	109	56	1	4	5	16	27	0,23	0,50
W8M×Г380-3-1 ₂ , BC1	379	152	35	8	1	15	168	0,06	0,75
W8M×Г380-3-1 ₃ , BC2	160	62	10	8	11	43	26	1,62	0,10
W8M×Г380-3-1 ₄ , BC3	133	68	—	16	36	10	3	0,07	0,75
W8M×Г380-3-1 ₅ , BC4	115	58	—	23	26	8	—	0,01	0,75
W8M×Г380-3-1 ₆ , BC5	30	16	—	10	4	—	—	0,13	0,50

Примечание. Снижение уровня фертильности в беккроссах Г380-3-1 объясняется тем, что сама линия в норме цветет неполностью, особенно при выращивании растений в засушливых условиях.

ожидаемому числу рецессивных гомозигот по двум генам при локализации их в разных хромосомах.

В связи с принятым допущением относительно некоторых генетических особенностей А392, W8 и Г380-3-1 полезно будет рассмотреть расщепление в насыщающих скрещиваниях этих линий между собой. Из табл. 4 следует, что во всех поколениях скрещиваний, где в качестве повторяющегося родителя использовалась Г380-3-1, наблюдается расщепление на стерильные и цветущие растения, которое соответствует формуле 1 : 1 и таким образом не противоречит представлению о значении одного Rf-гена со стороны А392 и W8. В тех же скрещиваниях, где эти линии были повторяющимися родителями, расщепление отвечает пропорции 1 : 1 во втором и последующих беккроссах. Что касается первого беккросса, то здесь расщепление носит более сложный характер. Мы объясняем это присутствием у линии Г380-3-1 не менее двух независимых генов, один из которых, обладая меньшим эффектом, исключается уже в первых поколениях скрещиваний, где осуществляли отбор растений с наиболее высоким уровнем фертильности. В специальных опытах (в настоящей статье

Таблица 5

Поведение потомств многократного беккроссинга линии А392 (Г380-3-1M×A392₆, BC5) при самоопылении (1984–1998 гг.)

Генера-ция само-опыле-ния	Количество		Распределение растений по группам			$\chi^2_{1,1}$	P>
	се-мей	расте-ний	стериль-ные (0–1)	частично фертиль-ные (2–3)	фертиль-ные (4–5)		
1	3	54	26	7	21	0,08	0,75
2	9	113	62	7	44	1,07	0,25
3	5	49	23	2	24	0,18	0,50
4	6	97	49	—	48	0,01	0,90
5	15	245	121	2	122	0,04	0,75
6	40	595	284	4	307	1,23	0,25
7	44	753	361	16	376	1,27	0,25
8	5	98	42	33	23	2,05	0,10
9	6	53	29	8	16	0,48	0,50
10	5	73	40	5	28	0,68	0,25
11	5	106	58	30	18	0,95	0,25
12	3	18	7	2	9	0,93	0,25
13	3	66	39	8	19	2,25	0,10
Итого	149	2320	1141	124	1055	0,54	0,25

они не приводятся) это объяснение получило подтверждение.

Рассмотрим теперь поведение потомств высоких поколений беккроссов при самоопылении.

Эти данные представляют большой интерес в нескольких отношениях.

В табл. 5 представлены результаты изучения ВС-потомств линии А392 в 13 последовательных генерациях самоопыления. Несмотря на столь продолжительный тесный инбридинг, когда всего было получено 149 семей, полной фертильности не удалось достигнуть ни в одном случае. При этом во всех поколениях наблюдалось расщепление на стерильные и цветущие растения в отношении 1 : 1.

Аналогичные данные были получены при самоопылении ВС-растений линии W8 (табл. 6). Здесь самоопылению подвергались фертильные

растения на протяжении 11 поколений. Во всех семьях независимо от генерации расщепление носило одинаковый характер, соответствуя той же формуле.

Такой характер расщепления потомств является необычным не только для молдавского, но и других типов ЦМС кукурузы. Более того, подобные случаи, насколько нам известно, не описаны также у других видов растений. Действительно, при самоопылении гетерозигот по двум комплементарным генам в первом поколении ожидается расщепление на стерильные и фертильные растения в отношении 7 : 9, если Rf-гены спорофитного действия и наследуются независимо друг от друга. При повторном самоопылении можно рассчитывать на выщепление потомков с полной фертильностью. Если же ЦМС контролируется гаметофитными генами, то появление фертильных потомств часто отмечается уже после однократного самоопыления.

Для объяснения неожиданных картин расщепления рассмотрим результаты изучения ВС-растений высоких генераций насыщения в реципрокных скрещиваниях с исходными линиями. В табл. 7 представлены данные, характеризующие фертильность потомств при манипуляциях с ВС-растениями А392.

В скрещивании 1 расщепление отвечает ожидаемому, если исходить из принятой выше концепции двух комплементарных генов. Фертильные ВС-растения должны быть гетерозиготами по гену Rf^A линии Г380-3-1, поэтому при очередном скрещивании с А392 (генотип Rf^BRf^B) дают

Таблица 6
Поведение потомств многократного беккроссинга линии W8 (Г380-3-1М×W8, ВС6) при самоопылении (1984–1998 гг.)

Генера-ция само-опыле-ния	Количество		Распределение растений по группам			χ ² ₁₁	P>
	се-мей	расте-ний	стериль-ные (0–1)	частично фертиль-ные (2–3)	фертиль-ные (4–5)		
1	3	47	20	—	27	1,06	0,25
2	6	80	41	8	31	0,04	0,75
3	5	48	25	13	10	0,08	0,75
4	3	45	19	5	21	1,11	0,25
5	14	267	127	21	119	0,66	0,25
6	2	43	23	10	10	0,21	0,50
7	2	29	13	3	13	0,31	0,50
8	2	30	20	1	9	3,75	0,05
9	4	77	46	28	3	3,03	0,05
10	5	41	18	17	6	0,62	0,25
11	6	143	68	67	8	0,34	0,50
Итого	52	850	420	173	257	0,12	0,50

Таблица 7
Анализ потомств многократного беккроссинга линии А392 в скрещиваниях с исходными линиями и их стерильными аналогами (1989–1992 гг.)

№ п.п	Скрещивание	Фертильность родительских ВС-растений	Число растений			
			Всего	по группам		
				стерильные (0–1)	частично фертильные (2–3)	фертильные (4–5)
1	(Г380-3-1М×А392 ₀) × А392	4–5	242	123	3	113
2	(Г380-3-1М×А392 ₀) × А392	0	390	390	—	—
3	(Г380-3-1М×А392 ₀) × Г380-3-1	0	411	—	1	410
4	(Г380-3-1М×А392 ₀) × Г380-3-1	4–5	496	240	1	255
5	Г380-3-1М × (Г380-3-1М×А392 ₀)	4–5	260	1	2	257
6	А392М × (Г380-3-1М×А392 ₀)	4–5	223	223	—	—

расщепление 1 : 1. Стерильные растения в тех же ВС-потомствах лишены гена Rf^A (иначе они были бы фертильными), поэтому при скрещивании с А392 дают стерильные потомства (№ 2). Объясняется также поведение скрещиваний стерильных растений с другой линией — Г380-3-1 (№ 3). В данном случае их можно считать комбинацией между А392 и Г380-3-1 в М-цитоплазме, обратной той, которая рассматривалась вначале (табл. 1). В результате продолжительного беккроссинга генотип ВС-стерильных растений стал аналогичным линии А392 по большинству генов, включая фактор Rf^B, при комплементарном взаимодействии которого с геном Rf^A линии Г380-3-1 происходит восстановление фертильности.

Но вот в скрещиваниях 4, где в отличие от предыдущих (скрещивание 3) материнскими являются не стерильные, а фертильные ВС-растения, нет полного восстановления и расщепление соответствует отношению 1 : 1. Отсюда следует, что в ВС-потомствах А392 высоких генераций насыщения, когда скрещивание сопровождается отбором фертильных растений, последние оказываются гетерозиготными генотипами по фактору Rf^B. И это при том, что повторяющимся родителем в скрещиваниях служит линия А392 с генотипом Rf^BRf^B! Это обстоятельство наводит на мысль, что гены Rf^A и Rf^B, обладающие комплементарным эффектом, являются аллелями, и каждый из них у ВС-фертильных растений присутствует в одной дозе. Поэтому генотип последних можно представить как Rf^A Rf^B.

Важное значение для понимания генетического контроля ЦМС имеют результаты изучения

тех же ВС-фертильных растений в обратных скрещиваниях со стерильными аналогами исходных линий (скрещивания 5 и 6). В комбинации с Г380-3-1М отмечается почти полное восстановление фертильности и, наоборот, комбинация с А392М является стерильной. Между тем генотипы Rf^A Rf^B должны продуцировать два типа мужских гамет (Rf^A и Rf^B), и при их равной оплодотворяющей способности ожидается одинаковое расщепление (1 : 1) в обоих скрещиваниях. В данном случае мы имеем основания предполагать, что жизнеспособными являются только Rf^B-гаметы. Пыльцевые зерна с другим геном — Rf^A — оказываются стерильными и в оплодотворении не участвуют. Эти данные можно рассматривать как дополнительное доказательство того, что Rf^A и Rf^B — аллели одного гена. В противном случае в гаплоидном генотипе части гамет присутствовали бы два гена, и скрещивания имели бы другие характеристики.

Подобные данные получены при изучении потомств ВС-растений другой линии — W8. Как видно из табл. 8, в скрещиваниях фертильных растений с Г380-3-1 наблюдается расщепление 1 : 1 в отличие от скрещиваний стерильных растений, где достигается полное восстановление (соответственно, скрещивания 3 и 4). Таким образом, в высоких генерациях насыщения фертильные растения оказываются гетерозиготами по гену Rf^B, а стерильные — доминантными гомозиготами. В обратных же скрещиваниях (скрещивание 5) со стерильной линией Г380-3-1 (генотип Rf^A Rf^A) гетерозиготы восстанавливают фертильность у всех растений. Следовательно, из двух типов

Таблица 8
Анализ потомств многократного беккроссинга линии W8 в скрещиваниях с исходными линиями и их стерильными аналогами (1989–1992 гг.)

№ п.п	Скрещивание	Фертильность родительских ВС-растений	Число растений			
			Всего	по группам		
				стерильные (0–1)	частично фертильные (2–3)	фертильные (4–5)
1	(Г380-3-1М×W8,) ×W8	4–5	205	102	9	94
2	(Г380-3-1М×W8,) ×W8	0	193	191	2	—
3	(Г380-3-1М×W8,) ×Г380-3-1	4–5	477	234	6	237
4	(Г380-3-1М×W8,) ×Г380-3-1	0	327	—	1	326
5	Г380-3-1М×(Г380-3-1М×W8,)	4–5	418	—	—	418
6	W8М×(Г380-3-1М×W8,)	4–5	557	554	3	—

Таблица 9
Классификация пыльцы по фертильности под микроскопом, увеличение 8×4 (1992 г.)

Скрещивание	Количество просмотренной пыльцы		
	Всего	Распределение по фертильности, %	
		стерильная	фертильная
Г380-3-1М×А392	3509	55,5	44,5
Г380-3-1М×(Г380-3-1М×А392 _с)	5805	51,9	48,1
Г380-3-1М×А392МВ(А34)	4839	31,0	69,0
Г380-3-1М×W8	4086	59,7	40,3
Г380-3-1М×W8МВ(В907ТУВ)	3878	37,8	62,2

Таблица 10
Линии W8 и А392 и их производные в скрещиваниях с разными стерильными аналогами (1997–1998 гг.)

Исходные линии и их производные	Фертильность в скрещиваниях со стерильными аналогами, в классах				
	P502M	F522M	Ч21M	P346M	A344M
A392	1	1	1	0	0
Г380-3-1М×А392 _с , BC5	1	1	1	0	0
A392МВ(А34)	5	5	5	5	4–5
W8	1	1–2	1	0	1
Г380-3-1М×W8 _с , BC6	1	1–2	1	0	1
W8МВ(В907ТУВ)	5	5	5	5	5

пыльцевых зерен, которые они продуцируют, оплодотворяющей способностью должны обладать только Rf^B-гаметы. По этой же причине в обратных скрещиваниях фертильных BC-генотипов с другой стерильной линией — W8M (генотип Rf^A Rf^B) восстановление отсутствует (скрещивание 6). Пыльца с геном Rf^A оказывается нежизнеспособной. Не образуются также кроссоверные гаметы Rf^A Rf^B, появление которых можно было бы ожидать при нахождении двух генов в разных локусах.

Выводу о неравноценности пыльцевых зерен в зависимости от присутствия у них гена Rf^B соответствуют данные, полученные при изучении пыльцы под микроскопом. Как следует из табл. 9, в скрещиваниях как А392, так и BC-потомств этой линии с Г380-3-1М не все пыльцевые зерна жизнеспособны. Количество нормальной пыльцы у растений составляет числа, близкие ожидаемым 50 %. Что касается аналога-восстановителя линии А392 (А392МВ), у которого помимо Rf^B присутствует также ген Rf₃, то он обеспечивает

более полное восстановление. При локализации этих независимых генов в разных локусах фертильность должна составлять более половины (до 75 %). Фактический удельный вес фертильной пыльцы (69 %) является близким ожидаемому и в этом случае. Аналогичные данные получены также при микроскопическом анализе пыльцы в скрещиваниях с линией W8.

Таким образом, мы имеем основания считать, что действие гена Rf^B приходится на стадию формирования пыльцы и его можно отнести к гаметофитным генам. В гаплоидном генотипе микроспор Rf^A и Rf^B не могут присутствовать одновременно (если они аллельны) и, следовательно, восстанавливающая функция Rf^B осуществляется при отсутствии другого гена (Rf^A). Это обстоятельство приводит нас к заключению о том, что действие Rf^A происходит в клетках диплоидной ткани, почему его следует считать спорофитным геном.

Обратимся теперь к поведению гетерозигот Rf^A Rf^B при самоопылении, которые, как отмечалось ранее, дают расщепление 1 : 1, и в потомствах не удается достигнуть полной фертильности (табл. 5 и 6). Жизнеспособные пыльцевые зерна, а следовательно, и мужские гаметы имеют ген Rf^B. Что касается женских гамет, то последние составляют два типа — Rf^A и Rf_В, которые являются одинаково жизнеспособными независимо от состояния Rf-гена. Поэтому при самоопылении они образуют зиготы тоже двух типов — Rf^ARf^B и Rf^BRf^B, из которых фертильными ожидаются только гетерозиготные генотипы.

Концепцией двух генов с комплементарным эффектом действия объясняются также данные другого опыта, где проводилось сравнительное изучение А392 и W8 и их производных в скрещиваниях с разными М-стерильными линиями. Как видно из табл. 10, BC-фертильные растения высоких генераций насыщения (А392, BC5 и W8, BC6) во всех случаях закрепляют стерильность подобно оригинальным линиям. И это несмотря на то, что сами BC-растения имеют стерильную цитоплазму и являются фертильными! Будучи гетерозиготами Rf^ARf^B они продуцируют жизнеспособную пыльцу только с одним комплементарным геном Rf^B подобно линиям А392 и W8 с нормальной цитоплазмой.

Данные табл. 10 представляют также интерес в том отношении, что другие производные линий

(A392MB и W8MB), у которых рецессивный ген r_f^3 был замещен доминантным аллеломорфом, восстанавливают фертильность во всех скрещиваниях. Как отмечалось выше, Rf_3 считается главным геном-восстановителем молдавского типа. Однако экспрессивность его не является постоянной в разных генетических средах и внешних условиях, что затрудняет практическое использование этого типа в отдельных случаях. Что касается Rf_3 -аналогов тех линий, у которых присутствует ген Rf^B , то они характеризуются высокой фертильностью и в гибридных скрещиваниях обеспечивают устойчивое восстановление. Эти и другие наблюдения дают основание предполагать, что ген Rf^B может усиливать действие главного гена Rf_3 , выступая в роли его модификатора.

Выводы. Помимо ранее идентифицированного гена Rf_3 , стерилизующее действие цитоплазмы молдавского типа ЦМС способны преодолевать два доминантных аллеля другого гена, обозначенные символами Rf^A и Rf^B . Они восстанавливают мужскую фертильность при одновременном присутствии. Взаимодействие их носит комплементарный характер. Активность аллелей приходится на разные фазы развития. Rf^A можно отнести к спорофитным генам, его действие осуществляется в диплоидных клетках растения. Ген Rf^B является гаметофитным — он функционирует в гаплоидных клетках микроспор. Возможно, что ген Rf^B в состоянии усиливать действие главного гена Rf_3 , выступая в роли его модификатора.

SUMMARY. Genetic control of moldavian type CMS was studied in inter-line crosses Г380-3-1М×А392 and Г380-3-1М×W8, where pollen restoration is observed in spite of the absence of the dominant gene Rf_3 . It is determined that in these exceptional cases sterilizing action of the cytoplasm is overcome by two dominant genes-restorers marked as Rf^A and Rf^B . The Rf^A -gene acts in diploid cells of sporophyte, Rf^B -gene reveals its effect in haploid genotype of microspores. Both genes are incompatible in male and female gametes as they are allelic. Evidently the gene Rf^B can intensify the action of the main gene Rf_3 and performs the role of its modifier.

РЕЗЮМЕ. Проведено дослідження генетичного контролю молдавського типу ЦМС кукурудзи у міжлінійних схрещуваннях Г380-3-1М×А392 та Г380-3-1М×W8, де спостерігається відновлення чоловічої фертильності, незважаючи на відсутність у рослин домінуючого гена Rf_3 . Встановлено, що в цих виняткових комбінаціях відбувається подолання стерилізуючої дії цитоплазми двома домінуючими алелями одного локуса, позначених символами Rf^A та Rf^B . Активність алелей спостерігається у різних фазах розвитку рослин: Rf^A — в диплоїдних клітинах спорофіта та Rf^B — в гаплоїдних клітинах микроспор. Можливо, що у домінуючих генотипів за головним геном Rf_3 алель Rf^B посилює дію останнього, виступаючи у ролі його модифікатора.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Duvick D.N.* The use of cytoplasmic male sterility in hybrid seed production // *Econ. Bot.* — 1959. — **13**, № 3. — P. 167-195.
2. *Buchert J.G.* The effect of critical time and location of gene action on degree of pollen abortion and the inheritance pattern in the restoration of cytoplasmic male sterility in maize // *Genetics.* — 1959. — **44**, № 4. — P. 501.
3. *Buchert J.G.* The stage of the genome-plasmon interaction in the restoration of fertility to cytoplasmically pollen-sterile maize // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* — 1961. — **47**, № 9. — P. 1436-1440.
4. *Хаджинов М.И., Вахрушева Э.И.* Использование ЦМС в селекции и семеноводстве гибридной кукурузы // Опыт выращивания гибридных семян кукурузы на стерильной основе. — М., 1964. — С. 29-64.
5. *Duvick D.N.* Cytoplasmic pollen sterility in corn // *Adv. Genet.* — 1965. — **13**. — P. 1-56.
6. *Laughnan J.R., Gabay S.J.* Allelism of the cms-s restorers carried by different inbred lines // *Maize Gen. Coop. News Letter.* — 1976. — № 50. — P. 45.
7. *Гонтаровский В.А.* Генетический контроль ЦМС у кукурузы // Цитоплазматическая мужская стерильность и селекция растений. — Киев: Наук. думка, 1979. — С. 106-110.
8. *Соколов Б.П.* Гибриды кукурузы. — М.: Изд-во с.-х. лит-ры, 1955. — 156 с.
9. *Прозина М.Н.* Ботаническая микротехника. — М.: Высш. шк., 1960. — 206 с.
10. *Рокицкий П.Ф.* Введение в статистическую генетику. — Минск: Высш. шк., 1974. — 448 с.

Поступила 02.07.02