

На правах рукописи

АФЕТ ДАДАШ-ШАРАПЛЫ КЫЗЫ МАМЕДОВА

**ФИЗИОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
ГЕТЕРОЗИСНОГО ЭФФЕКТА И УСТОЙЧИВОСТИ
РАСТЕНИЙ К СТРЕССОВЫМ ФАКТОРАМ**

2409.01 – «Генетика»

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т

**диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук**

БАКУ – 2017

Диссертационная работа выполнена в отделе Физиологии растений Института Генетических Ресурсов Национальной Академии Наук Азербайджана

Научный консультант: Доктор биологических наук,
профессор **АЛИЕВ Р.Т.**

Официальные оппоненты: Член-корр. НАН Азербайджана,
доктор биологических наук,
профессор **ШАХМУРАДОВ И.А.**

Доктор аграрных наук,
профессор **КУЛИЕВ Р.А.**

Доктор биологических наук,
профессор **АСКЕРОВА Т.А.**

Ведущая организация: Научно-исследовательский Институт
Земледелия, отдел «Физиологии и
биохимии растений»

Защита диссертации состоится «__» «_____» 2017 г. в ____ час
на заседании Разового Диссертационного Совета FD.01.261 при
Институте Генетических Ресурсов Национальной Академии Наук
Азербайджана

Адрес: AZ 1106, г. Баку, пр. Азадлыг, 155

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института
Генетических Ресурсов Национальной Академии Наук Азербайджана

Автореферат разослан «__» «_____» 2017 г.

Ученый секретарь
Диссертационного Совета FD.01.261,
доктор философии по биологии

С.С.ШАРИФОВА

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы. Известно, что использование гетерозисных семян позволяет увеличить урожайность растений в среднем на 20-50% по сравнению с исходными сортами или линиями. Так, супер-гибриды риса, полученные в последние годы в Китае, превышают по урожайности лучшие традиционные сорта на 15-20% и имеют потенциал продуктивности 12-15 т/га (Yuan, 2003). В то же время, согласно определению Т.А.Добжанского (1950), гетерозис – это более высокая адаптивность, жизнеспособность и устойчивость к абиотическим стрессам по сравнению с родителями.

Высокие и низкие температуры, засуха, засоление почвы обычно нарушают жизненный цикл высших растений (Hoerling, Kumar, 2003; Peters at all, 2004), являясь главными факторами, ограничивающими урожайность растений (Flowers, 2004; Parida, Das, 2005; Munns, Tester, 2008). В связи с глобальным потеплением климата (Chaves, Oliveira, 2004) возрастает размер площадей, на которых растения подвергаются действию водного дефицита. Средняя температура на планете к 2025 году может повыситься на 1°C, а к 2100 – на 3°C. В результате может произойти существенное изменение продолжительности с.-х. сезона (Wahid at all, 2007). Согласно Pitman и Lauchli (2002), 20% всех орошаемых земель в мире засолено. Ожидается, что к середине XXI века (Mahajan, Tuteja, 2005), в результате интенсивного засоления, будет потеряно до 50% пахотных земель сельскохозяйственного назначения. Использование в сельском хозяйстве физиологически активных веществ позволяет повысить устойчивость растений к неблагоприятным факторам внешней среды, способствуя повышению урожайности на 50-60% (Тосунов, 2001, 2008).

В этой связи внимание исследователей привлекает изучение биохимических, физиологических, молекулярно-генетических механизмов, лежащих в основе этих явлений (Алиев, 2002; Азизов и др., 2008; Гусейнова и др., 2008, Аллахвердиев и др., 2008; Vj at all, 2007; Birchler at all, 2010; Киризий, 2014).

Изучение физиолого-генетических механизмов гетерозиса, стимуляции ростовых процессов и устойчивости растений к неблагоприятным факторам позволит приблизиться к пониманию природы этих явлений и тем самым эффективно контролировать пути повышения урожайности растений и сохранения их продуктивности,

что является актуальной фундаментальной и одновременно прикладной проблемой.

Цель и задачи исследований. Целью настоящей работы явилось комплексное изучение физиологических процессов, функциональной активности генетического аппарата с учетом локализации его компонентов в различных структурах клетки (ядрах, митохондриях и хлоропластах) для выяснения их возможной роли в формировании урожайности при гетерозисе, стимуляции роста и устойчивости к абиотическим стрессам у сельскохозяйственных растений, относящихся к различным таксономическим группам.

В связи с поставленной целью решались следующие задачи:

- изучение физиологических показателей, изменений в содержании ДНК, РНК, соотношения РНК/ДНК при гетерозисе, стимуляции / ингибировании ростовых процессов, устойчивости растений к засухе и засолению у различных сельскохозяйственных растений;

- определение содержания нуклеиновых кислот в отдельной соматической клетке;

- изучение фракционного состава ДНК (лабильной, стабильной, остаточной) при гетерозисе, стимуляции / ингибировании ростовых процессов, а также стресс-устойчивости к абиотическим факторам среды;

- оценка активности синтеза нуклеиновых кислот в цитоплазматических органеллах (митохондрии и хлоропласты) при гетерозисе и стимуляции ростовых процессов у сельскохозяйственных культур;

- выявление сходства в физиолого-генетических процессах при гетерозисе, стимуляции роста и устойчивости растений к стрессовым факторам;

- внутри- и межвидовая оценка устойчивости к абиотическим стрессам сортообразцов хлопчатника видов *G.hirsutum* L. и *G.barbadense* L., изучение коррелятивной связи между устойчивостью к стрессу и хозяйственно-ценными признаками, выявление устойчивых к абиотическим стрессам сортообразцов, отличающихся комплексом положительных признаков продуктивности;

- разработка рекомендаций по прогнозированию гетерозисного эффекта и оценке стресс-устойчивости на ранних этапах онтогенеза растений для использования в практической селекции.

Научная новизна исследований. Впервые осуществлена комплексная оценка особенностей перестройки генетического аппарата у гетерозисных гибридов в сравнении с родительскими формами различных с.-х. культур (томата, огурца, баклажана, кукурузы, пшеницы, хлопчатника) с учетом изменения содержания нуклеиновых кислот в отдельных структурных элементах клетки (ядрах, митохондриях и хлоропластах).

Установлено повышение содержания ДНК в отдельной соматической клетке при гетерозисе. Факт увеличения содержания ДНК в одной клетке может быть отнесен к общебиологической закономерности, характеризующей явление гетерозиса.

Показано, что повышение среднего содержания ДНК в ядрах гетерозисных гибридов томата происходит в основном за счет образования новых полиплоидных клеток с содержанием ДНК $4c-8c$, у гибридов пшеницы – $2c-4c$, то есть увеличение среднего содержания ДНК в ядрах клеток листа томата, имеющих относительно малые размеры генома и склонность к полиплоидизации, происходит в основном за счет эндополиплоидии, у пшеницы – за счет амплификации отдельных фракций генома.

У гетерозисных гибридов выявлено перераспределение фракционного состава ДНК в пользу активной эухроматиновой фракции. При этом отмечается уменьшение числа клеток в расчете на единицу площади поверхности листа, масса клеток увеличивалась.

Показано, что у гетерозисных гибридов в общую повышенную энергообеспеченность клетки могут вносить вклад и митохондриальная, и хлоропластная системы. Высокое содержание и активность нуклеиновых кислот в ядрах гибридов в основном находится в соответствии с высокой функциональной активностью хлоропластов, которая проявляется в увеличении фотохимической активности хлоропластов.

Впервые проведено комплексное изучение изменения синтеза РНК, структурного и функционального состояния ДНК, активности синтеза цитоплазматических генетических систем в клетках листьев пшеницы и ржи при стимуляции ростовых процессов.

Впервые проведена внутри- и межвидовая физиологическая оценка устойчивости к засухе и засолению коллекционных сортообразцов хлопчатника видов *G.hirsutum* L. и *G.barbadense* L. Установлено, что вид *G.barbadense* L. характеризуется большей адаптацией к неблагоприятным факторам среды. Используя

программу SPSS 16.0, изучена корреляция между устойчивостью растений к засухе и некоторыми хозяйственно-ценными признаками, выявлены сортообразцы с комплексом положительных признаков, которые могут быть рекомендованы для различных селекционных процессов.

Впервые установлено, что в результате действия абиотических факторов среды (засуха, засоление) у стресс-устойчивых сортообразцов хлопчатника наблюдается активация синтеза лабильной ДНК, РНК и уменьшение количества стабильной фракции ДНК, что свидетельствует об увеличении физиологической лабильности и функциональной активности генетического аппарата. У неустойчивых к стрессам сортообразцов отмечается снижение содержания ДНК, РНК, смещение соотношения фракций ДНК в сторону стабильной.

Впервые проведен сравнительный анализ гетерозиса, стимуляции роста и стресс-устойчивости растений. Выявлено, что эти явления характеризуются увеличением доли лабильной ДНК и активацией синтеза РНК.

Практическая значимость работы. Повышенное содержание ДНК в одной соматической клетке гибридов по сравнению с родительскими формами, особенно на ранних этапах онтогенеза, рекомендуется в качестве метода, позволяющего прогнозировать гетерозисный эффект. С этой же целью может быть использован цитофотометрический метод определения степени эндополиплоидии у гибридов.

Изучение активности синтеза лабильной и стабильной фракций ДНК, РНК позволяет на ранних этапах онтогенеза выявить сортообразцы хлопчатника, высокоустойчивые к засухе и засолению.

Из коллекции выделены сортообразцы хлопчатника видов *G.hirsutum* L. и *G.barbadense* L., сочетающие комплекс положительных биологических и основных хозяйственно-ценных признаков, которые рекомендованы для использования в селекции.

Положения, выносятся на защиту.

1. Содержание нуклеиновых кислот в одной соматической клетке с учетом их локализации в различных структурных элементах клетки (ядрах, митохондриях, хлоропластах) у гетерозисных гибридов томата, огурца, баклажана, хлопчатника, кукурузы, пшеницы.

2. Фракционный состав ДНК у гетерозисных гибридов и родительских форм изучаемых сельскохозяйственных культур.

3. Определение содержания ДНК в соматической клетке и ядре при оценке гетерозисного эффекта.

4. Повышение среднего содержания ДНК в клеточных ядрах гетерозисных гибридов растений различных генотипов происходит либо путем эндополиплоидии, либо – амплификации, дифференциальной репликации хромосомной ДНК.

5. Изменение структурного состояния ДНК и активности синтеза нуклеиновых кислот в клетке (в ядрах и цитоплазматических органеллах) листовой ткани растений ржи и пшеницы при воздействии различных концентраций гидразид малеиновой кислоты (ГМК).

6. Вариабельность структурного состояния ДНК и содержания РНК у растений хлопчатника в зависимости от степени устойчивости растений к засухе и засолению.

Апробация работы: Основные результаты и выводы диссертационной работы докладывались на Международной конференции «Методы управления наследственностью» (Минск, 1986), V Всесоюзном биохимическом съезде (Москва, 1986), Съезде Азербайджанского общества генетиков и селекционеров (Баку, 1989, 1994, 1998), Втором Всесоюзном совещании «Генетика и селекция растений» (Ташкент, 1990), Республиканской биохимической конференции (Баку, 1990, 1993, 1997), Всероссийской конференции «Интродукция нетрадиционных и редких с.-х. растений» (Пенза, 2000), Международном симпозиуме «Нетрадиционное растениеводство. Селекция. Эниология.» (Симферополь, 1999, 2006, 2007, 2008, 2010), *Azərbaycan Biokimyacılar və Molekulyar Bioloqlar Cəmiyyətinin 1 konfransı* (Bakı, 2001), Международной конференции «Экологические аспекты интенсификации» (Пенза, 2002), Международной научно-практической конференции «Интродукция нетрадиционных редких с.-х. растений» (Ульяновск, 2002, 2012), 1 *Beynəlxalq Elmi konfrans “Biomüxtəlifliyin genetik ehtiyatları”* (Bakı, 2006), International Meeting “Photosynthesis in the Post-Genomic Era: Structure and Function of Photosystems” (Moscow, 2006), International Scientists conference «Biodiversity. Ecology. Adaptation. Evolution» (Odesa, 2007, 2009, 2012), V Международной научной конференции «Регуляция роста, развития и продуктивности растений» (Минск, 2007), III научной конференции «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Москва, 2008), Международной научной конференции «Биоразнообразие: проблемы и перспективы

сохранения» (Пенза, 2008), Международной конференции «Интродукция нетрадиционных и редких растений» (Мичуринск, 2008, 2010), X Международном симпозиуме «Эколого-популяционный анализ полезных растений: интродукция, воспроизводство, использование» (Сыктывкар, 2008), Международной конференции «Вавиловские чтения» (Саратов, 2008), Международной конференции «Интродукция растений: теоретические, методические и прикладные проблемы» (Иошкар-Ола, 2009), Международной конференции «Чарльз Дарвин и современная биология» (Санкт-Петербург, 2009), Международной конференции «Проблема и стратегия сохранения биоразнообразия растительного мира Северной Азии» (Новосибирск, 2009, 2011), Международной конференции «Интродукция и селекция растений» (Донецк, 2009), Международной конференции «Проблемы сохранения биологического разнообразия и использования биологических ресурсов» (Минск, 2009), The 3rd International Conference of Integrated Approaches to Improve Crop Production Under Drought-Prone Environments (China, 2009), IX Всероссийской конференции «Биоразнообразие: состояние, проблемы и региональная стратегия сохранения и развития» (Тобольск, 2010), Международной конференции «Беккеровские чтения» (Волгоград, 2010), 2-nd International Symposium on Genomics of Plant Genetic Resources (Italy, 2010), X Международной конференции «Интродукция нетрадиционных и редких растений» (Ульяновск, 2012), International Plant Breeding Congress (Turkey, 2013), XI Международной конференции «Интродукция, сохранение и использование биологического разнообразия культурных растений» (Махачкала, 2014), Международной конференции «Проблемы генетики, селекции и биотехнологии» (Киев, 2007, 2008, 2009, 2011, 2013, 2014, 2015, 2016), Международном симпозиуме «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования» (Москва, 1997, 1999, 2001, 2005, 2007, 2009, 2011, 2013, 2015, 2017).

Публикация результатов исследований. По материалам диссертации опубликовано 111 работ, в том числе 37 статьи в журналах, 1 монография и тезисы докладов.

Объем и структура работы. Диссертация изложена на 322 страницах текста и состоит из введения, обзора литературы, материалов и методов, результатов исследований, заключения, выводов, рекомендаций для селекции, списка использованной литературы и приложения. Диссертационная работа содержит 40

таблиц и 45 рисунков. Список использованной литературы включает 532 источника, из них 521 на иностранных языках.

2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Экспериментальная работа выполнена в полевых, оранжерейных и лабораторных условиях в 1980-2015 гг. Исследования проводились на экспериментальном участке НИИ Овощеводства МСХА, на Апшеронской экспериментальной базе и в отделе Физиологии растений ИГР НАНА, анализы по фотохимической активности хлоропластов – в лаборатории Фотохимии хлоропластов ИМББ НАНА.

В качестве объекта исследований были выбраны хозяйственно ценные культуры: томат (*Solanum lycopersicum* L.), огурец (*Cucumis sativus* L.), баклажан (*Solanum melongena* L.), кукуруза (*Zea mays* L.), пшеница (*Triticum* L.), рожь (*Secale cereale* L.), тритикале (*Triticosecale* W.) и хлопчатник (*Gossypium* L.).

Пробы для анализа у растений томата брались в период образования 5-6 листа, у пшеницы в фазу колошения (1-2 лист сверху), у кукурузы в период образования третьего листа, у хлопчатника в период цветения (2-3 лист сверху). Ряд опытов был выполнен на проростках.

Общее содержание нуклеиновых кислот в растительном материале определяли спектрофотометрическим методом (Nieman, Poulsen, 1963). Для выделения фракций ДНК использовали метод ступенчатого фракционного экстрагирования (Алексеев, 1973). Митохондрии и хлоропласты выделялись методом дифференциального центрифугирования. Фотохимическую активность хлоропластов определяли спектрофотометрически по восстановлению феррицианида калия и полярографически – по выделению кислорода с использованием электрода Кларка (Гришина, 1971). Неорганический фосфор определяли по Лоури в модификации Скулачева (Никулина, 1966). Для определения содержания нуклеиновых кислот в хлоропластах и митохондриях использовали приемы, описанные в работе В.К.Конарева и С.Л.Тютерева (1970). Содержание нуклеиновых кислот пересчитывали на сухую или сырую массу растительного материала либо на одну клетку, количество которых определялось по методу Брауна в модификации М.А.Али-заде и сотрудииков (1979).

Цитофотометрическое определение ДНК в ядрах клеток проводилось с использованием реакции Фельгена. Стимуляцию и ингибирование ростовых процессов осуществляли воздействием 0,001% и 0,6% концентраций ГМК (Ракитин, 1973). В качестве показателей устойчивости растений хлопчатника к засухе и засолению использовали показатели всхожести семян и стресс-депрессии содержания хлорофилла в растворах осмотиков (Удовенко, 1988).

Изучение корреляционной зависимости между стресс-устойчивостью и хозяйственно ценными признаками у хлопчатника проводили с использованием программы SPSS 16.0, кластерный анализ степени стресс-устойчивости изученных генотипов – с применением метода UPGMA этой программы. Результаты анализов обработаны статистически (Доспехов, 1985).

3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

3.1. Гетерозисный эффект и его проявление по физиолого-генетическим показателям у томата, огурца, баклажана, пшеницы, кукурузы и хлопчатника.

Несмотря на то, что явлению гетерозиса на протяжении последних лет уделялось много внимания, однако биохимические и генетические механизмы возникновения гетерозиса в гибридном потомстве полностью не выяснены. Поэтому исследования в этой области являются актуальными.

В практической селекции на гетерозис эффективно использовать такие признаки и свойства, которые наиболее четко и полно отражают генетически обусловленный характер метаболизма гетерозисных гибридов и в то же время не сложны в определении. В наших исследованиях изучение на ранних этапах онтогенеза у гетерозисных гибридов томата активности роста надземной массы и длины основного корня не выявило преимуществ гибридов. В то же время гибриды томата характеризуются увеличением величины поглощающей поверхности боковой корневой системы, что обеспечивает им интенсивность поглощения минеральных веществ, а также гибриды отличаются сравнительно большим накоплением сырой массы (рис. 1, 2).

Как показали результаты исследований, полученные на томатах, огурцах и баклажанах, количество нуклеиновых кислот на сухую

биомассу не всегда позволяет оценить реальные процессы, происходящие в живой клетке. Изучение содержания нуклеиновых кислот в расчете на клетку листа у овощных культур выявило четкую закономерность: у всех гибридных комбинаций содержание ДНК в расчете на одну клетку выше, чем у родителей (табл.1).

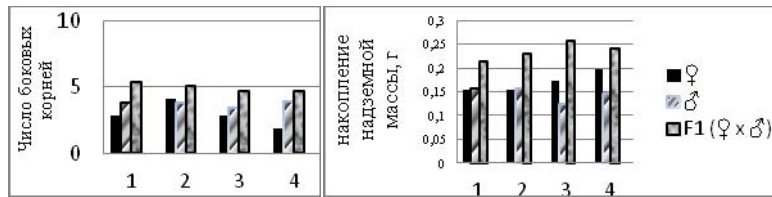


Рис. 1. Число боковых корней у гибридов томата и их родительских сортов

Рис. 2. Накопление надземной массы у гибридов томата и их родительских сортов

1. Киевский 139 x Ленинградский скороспелый; 2. Valiant x Ленинградский скороспелый;
3. Белый налив x Resista; 4. Cavalier x Fanal

Цитофотометрическое исследование ядер клеток молодых верхушечных листьев показало, что гетерозисные гибриды томата резко отличались от исходных форм по содержанию ДНК-фуксина (рис.3). Так, например, если в клеточном ядре сорта Киевский 139 содержалось 0,077 усл.ед. ДНК, сорта Ленинградский скороспелый – 0,075, то у их гибрида – 0,125 усл.ед., то есть он отличался по среднему показателю от родительских форм на 65%.

Гибриды пшеницы также отличались по содержанию ДНК-фуксина от родительских форм (рис.4). Эти данные согласуются с величиной гетерозисного эффекта. Например, у гибрида *erythrospermum* к-47091 (Венгрия) x *erythrospermum* к-53215 (Кубанская обл.) масса зерна с одного растения превышала средний показатель родительских форм на 16,7%, содержание ДНК-фуксина в клеточном ядре этого же гибрида увеличивалось на 21,6%. Содержание ДНК-фуксина в клеточных ядрах гибрида *erythrospermum* к-47091 (Венгрия) x *erythrospermum* к-51647 (Румыния) увеличилось на 19,5% от среднего показателя родительских форм. Эффект гетерозиса по продуктивности зерна также был несколько ниже – 14,6%. Высокое среднее содержание ДНК на ядро у гетерозисных гибридов томата увеличивалось за счет клеток с содержанием ДНК $4c - 8c$, у гибридов пшеницы – $2c - 4c$ (рис.5).

Таблица 1

Продуктивность, содержание нуклеиновых кислот в клетке листа у гибридов и родительских форм овощных культур

Сорта, гибриды	Урожай с 1 растения, кг	% гетерозиса к лучшему родителю	ДНК	РНК	Масса клетки, $\times 10^{-9}$ г	Колич. клеток $\times 10^6$
			на клетку листа, $\times 10^{-12}$ г			
Т о м а т <i>Solanum lycopersicum</i> L.						
Киев. 139	1,93		4,67	73,97	6,66	18,7
Лен.ск.	2,18		3,53	89,96	6,90	17,2
Киев. 139 х Лен.ск.	2,82	29,4	6,61	95,93	6,63	17,9
Valiant	2,05		3,36	63,32	6,12	21,7
Лен.ск.	2,18		3,53	89,96	6,90	17,2
Valiant х Лен.ск.	2,43	11,5	4,75	97,36	8,36	15,2
Белый налив	1,43		5,86	102,8	7,18	17,4
Resista	1,20		5,34	108,3	7,58	18,5
Белый н. х Resista	2,17	51,8	6,42	105,1	8,00	17,2
Cavalier	1,02		5,25	64,90	6,00	20,7
Fanal	1,49		5,34	111,7	10,74	14,9
Cavalier х Fanal	2,44	63,8	6,64	100,8	9,66	18,34
О г у р е ц <i>Cucumis sativus</i> L.						
Дин-зо-сн	2,50		1,21	26,70	1,73	57,2
Ива	1,60		1,13	24,50	1,58	64,7
Аньшанский	2,25		0,99	29,90	1,98	43,4
Дин-зо-сн х Ива	3,38	35,2	1,97	25,60	2,24	39,5
Ива х Дин-зо-сн	2,80	12,0	1,77	27,50	2,05	46,0
Ива х Аньшан.й	2,38	5,8	1,69	38,89	2,93	40,2
Б а к л а ж а н <i>Solanum melongena</i> L.						
Ереванский 3	1,30		2,26	29,60	5,24	25,65
Г-10	0,50		1,83	34,10	5,60	22,19
Ереванский 3 х Г-10	1,60	23,0	2,43	34,20	6,15	20,45

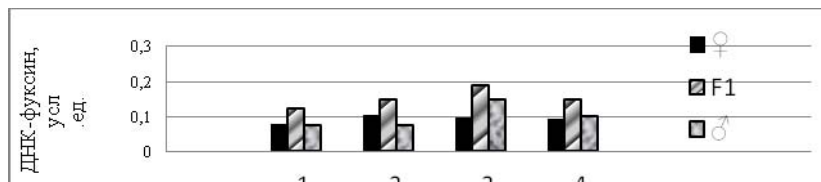


Рис.3. Содержание ДНК-фуксина в ядрах гетерозисных гибридов томата и их родительских сортов

1. Киевский 139 x Ленинградский скороспелый; 2. Valiant x Ленинградский скороспелый; 3. Белый налив x Resista; 4. Cavalier x Fanal

Для определения активности генетического аппарата важным является оценка функциональной активности интерфазных хромосом с использованием таких показателей, как фракционный состав ДНК, соотношение лабильной и стабильной ДНК. Высокое содержание тотальной ДНК в листьях гибридов огурца обусловлено увеличением как ее лабильной, так и стабильной фракции (табл. 2). У гибридов кукурузы ГБ 2501 x МК 22 и МК 22 x ОК 18 количество суммарной ДНК увеличивалось за счет лабильной и стабильной фракции, у гибридов Вi 73 x ОК 18 и Вi 73 x МК 22 – только за счет лабильной фракции.

В таблице 3 представлены данные в расчете на клетку листа у гибридов хлопчатника, у которых увеличение содержания ДНК наблюдается за счет активации синтеза всех фракций ДНК, при этом значительно увеличивается лабильная.

Равномерное увеличение лабильной и стабильной фракций ДНК связано, по-видимому, с образованием многочисленных эндплоидных клеток в гибридном организме. Увеличение отдельных фракций ДНК может происходить за счет генной амплификации и дифференциальной репликации.

Гибридные комбинации томата превышали своих родителей по содержанию митохондриальной ДНК (табл.4). Высокое содержание ДНК в ядрах гибридов томата находится в соответствии с высокой функциональной активностью хлоропластов (табл.5).

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

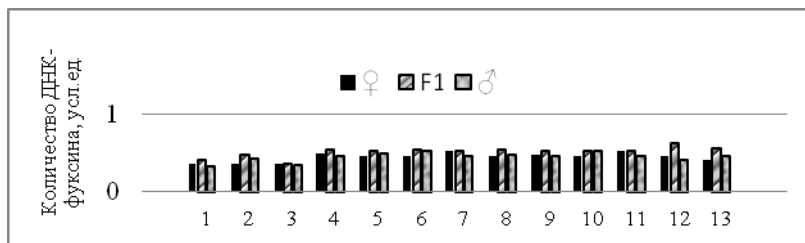


Рис. 4. Содержание ДНК-фуксина у гетерозисных гибридов пшеницы и их родительских сортов

1. *eruthrosperrum* к-47091 (Венгрия) x *eruthrosperrum* к-51647 (Румыния)
2. *eruthrosperrum* к-47091 (Венгрия) x *eruthrosperrum* к-53215 (Кубан. обл.)
3. *eruthrosperrum* к-47091 (Венгрия) x *eruthrosperrum* к-51549 (Югославия)
4. Гюргяна x Зардаби
5. Зардаби x Гюргяна
6. Зардаби x *lutescens* 10
7. *lutescens* 10 x Зардаби
8. Зардаби x *eruthrosperrum* 9
9. *eruthrosperrum* 9 x Зардаби
10. Зардаби x Карабах
11. Карабах x Зардаби
12. *lutescens* ФРГ x Бирлик
13. Бирлик x *lutescens* ФРГ

У гибридов кукурузы отмечается активация синтеза нуклеиновых кислот в митохондриях (табл.4). У гетерозисных гибридов огурца и хлопчатника отмечается увеличение содержания генетического материала в хлоропластах (табл.6). Так, например, гибриды огурца Кировабадский улучшенный x Щедрый 118 на 34,2%, гибрид Парад x Щедрый 118 на 11,7% превосходили соответствующие родительские сорта по содержанию хлоропластной РНК. Различие между гибридами и родительскими формами наблюдалось также и по содержанию хлоропластной ДНК. Изученные гибриды пшеницы, в большинстве случаев, характеризовались увеличением содержания генетического материала в цитоплазматических органеллах (табл.7).

Таким образом, у гетерозисных гибридов в общую повышенную энергообеспеченность клетки могут вносить вклад и митохондриальная, и хлоропластная генетические системы, в чем, возможно, и заключается их комплементарное взаимодействие. Очевидно, что в том случае, если ядерная, митохондриальная и хлоропластная генетические системы клетки растения функционируют с повышенной нагрузкой, у гибрида, как следствие, можно ожидать проявление высокого гетерозисного эффекта.

А

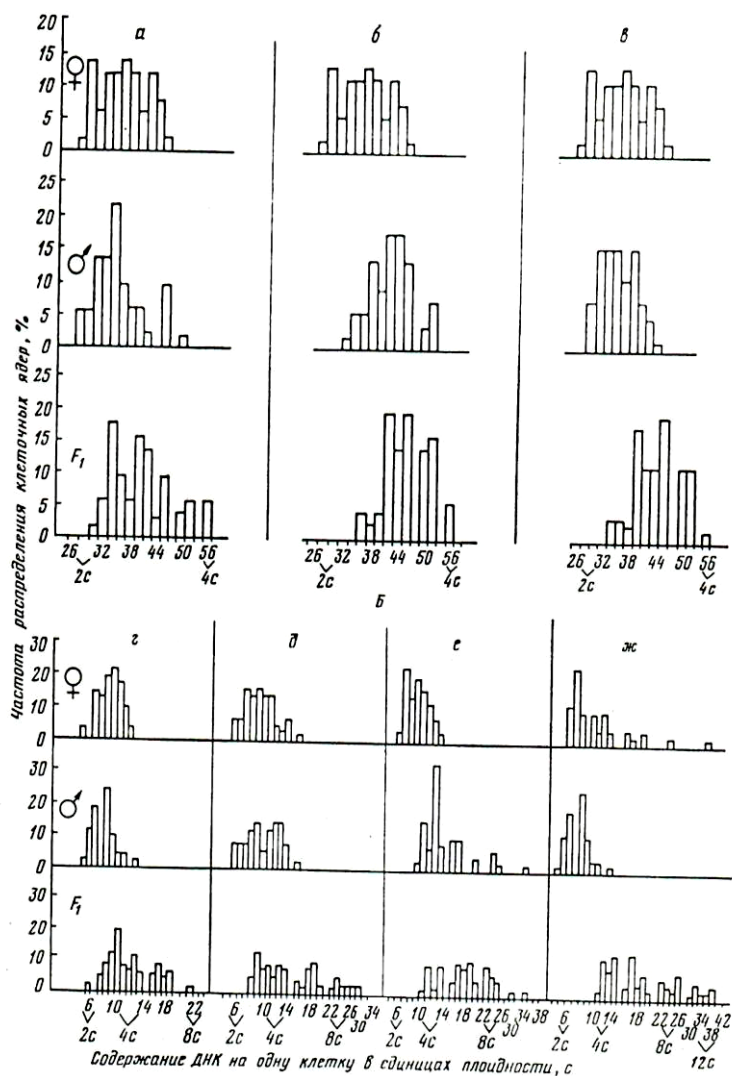


Рис.5. Гистограммы распределения интерфазных клеточных ядер по содержанию ДНК у родительских форм и гибридов F₁ пшеницы (А) и томата (Б):

a - *eruthrosperrum* к-47091 x *eruthrosperrum* к-51647; *б* - *eruthrosperrum* к-47091 x *eruthrosperrum* к-53215; *в* - *eruthrosperrum* к-47091 x *eruthrosperrum* к-51549; *z* - Киевский 139 x Ленинградский скороспелый; *д* - Cavalier x Fanal; *е* - Белый налив x Resista; *ж* - Valiant x Ленинградский скороспелый.

Таблица 2

Содержание РНК и фракций ДНК в тканях листа гибридов и родительских форм огурца и кукурузы (в мг% на сырую массу)

Исходная форма, гибрид	Фракции ДНК				РНК	РНК/ДНК
	Лабил.	Стабил.	Остаточ.	Всего		
<i>О г у р е ц Cucumis sativus L.</i>						
Киров.улуч	3,7±0,02	6,6±0,10	0,4±0,03	10,7	175,3±1,9	16,4
Щедрый 118	4,0±0,05	6,3±0,02	1,4±0,01	11,7	160,4±2,0	13,7
Киров.улуч х Щедрый 118	5,2±0,04	7,4±0,15	1,4±0,01	14,0	213,9±1,1	15,3
Парад	4,4±0,07	6,4±0,05	0,7±0,03	11,5	170,4±0,9	14,8
Щедрый 118	4,0±0,05	6,3±0,02	1,4±0,01	11,7	160,4±2,0	13,7
Парад х Щедрый 118	4,5±0,10	7,0±0,06	0,7±0,03	12,2	165,5±1,5	13,6
<i>К у к у р у з а Zea mays L.</i>						
ГБ 2501	8,0±0,02	6,8±0,01	1,2±0,02	16,0	101,8±2,4	6,4
МК 22	7,1±0,08	8,4±0,02	1,2±0,03	16,8	86,9±2,7	5,2
ГБ 2501 х МК 22	8,1±0,02	9,5±0,05	1,3±0,01	18,9	138,7±1,8	7,3
МК 22	7,2±0,08	8,4±0,02	1,2±0,03	16,8	86,9±2,7	5,2
ОК 18	5,8±0,03	6,9±0,03	1,0±0,02	13,7	127,0±0,2	9,3
МК 22 х ОК 18	7,5±0,05	8,5±0,07	1,1±0,03	17,2	149,5±0,9	8,7
Ві 73	5,6±0,02	6,1±0,03	0,5±0,02	12,2	113,5±0,2	9,3
ОК 18	5,8±0,03	6,9±0,03	1,0±0,02	13,7	127,0±0,2	9,3
Ві 73 х ОК 18	7,5±0,06	6,2±0,02	1,1±0,02	14,8	116,1±0,4	7,8
Ві 73	5,6±0,02	6,1±0,03	0,5±0,02	12,2	113,5±0,2	9,3
МК 22	7,2±0,08	8,4±0,02	1,2±0,03	16,8	86,9±2,7	5,2
Ві 73х МК 222	7,7±0,03	6,0±0,06	2,3±0,01	16,0	125,0±0,4	7,8

Таблица 3

Содержание фракций ДНК в клетке листовой ткани гибридов хлопчатника и их родительских форм

Образец, гибрид	Фракции ДНК в одной клетке, $\times 10^{-12}$ г				Масса клетки, $\times 10^{-9}$	Число клеток, $\times 10^6$
	Лабил.	Стабил.	Остаточ.	Всего		
М-4	2,0	3,4	0,8	6,2	10,7	24
АК 4-42	3,8	7,2	2,3	13,3	12,8	21
М-4 х АК-4-42	4,3	6,1	3,0	13,4	14,1	19
М-4	2,0	3,4	0,8	6,2	10,7	24
С-460	1,5	2,9	0,6	5,0	7,5	31
М-4 х С-460	4,2	5,7	1,2	11,1	10,9	21

3.2. Изменение физиолого-генетических показателей при стимуляции/ингибировании роста при воздействии ГМК у ржи, пшеницы, тритикале

ГМК в малых дозах может быть использован как стимулятор роста и развития растений, а в больших – как гербицид сплошного действия. ГМК при концентрации 0,001% оказало стимулирующее влияние на всхожесть семян тритикале, пшеницы, ржи. Так, например, если у тритикале на 3-и сутки всхожесть семян у контрольных растений составила 92%, на 5-е сутки – 96%, то у опытных растений этот показатель составил 96% и 100%, соответственно (рис.6). Использование ГМК при концентрации 0,6% подавляло всхожесть семян изученных культур.

При стимуляции ростовых процессов обращает на себя внимание факт увеличения у опытных растений процентного содержания лабильной от общей ДНК, отношения лабильной фракции ДНК к стабильной, что может указывать на высокую скорость биосинтетических процессов у этих опытных вариантов. При ингибировании ростовых процессов наблюдается обратная картина.

Изучение содержания РНК на клетку у пшеницы показало увеличение его количества при стимуляции ростовых процессов и уменьшение – при ингибировании роста проростков (табл.8).

Аналогичные результаты получены и у ржи.

Таблица 4

Содержание нуклеиновых кислот в митохондриях и хлоропластах гибридов томата и кукурузы их родительских форм (в мг на 100 г сухого вещества цитоплазматических органелл)

Сорта, гибриды	Митохондрии			Хлоропласты		
	ДНК	РНК	$\frac{РНК}{ДНК}$	ДНК	РНК	$\frac{РНК}{ДНК}$
Т о м а т						
Киевский 139	128,9±0,2	2728,5±17	21,2	233,6±1,1	1174,7±5,3	5,0
Ленин.скор.	129,2±0,3	2603,7±24	20,2	237,6±1,2	1025,6±6,3	3,7
Киев. 139 х Ленин.скор.	142,7±2,6	3186,7±82	22,3	271,5±3,6	1814,2±2,2	6,7
Valiant	171,3±1,0	3181,0±7,0	18,6	135,2±0,6	1288,9±9,3	9,5
Ленин.скор.	129,2±0,3	2603,7±23	20,2	273,6±1,2	1025,6±6,3	3,7
Valiant х Ленин.скор.	232,2±3,0	3132,1±11	13,5	154,8±1,4	1481,1±6,8	9,6
Белый налив	188,7±1,0	3019,9±12,	16,0	121,4±1,6	2382,9±8,0	19,6
Resista	154,6±1,2	3016,5±13,	19,5	256,4±1,5	3215,5±8,9	12,5
Белый налив х Resista	206,4±2,7	3337,5±24	16,2	187,5±1,9	2388,4±9,1	12,7
Cavalier	92,4±0,2	1918,0±12	20,8	111,1±2,5	1558,5±14	14,0
Fanal	126,2±1,5	1887,5±7,8	15,0	129,9±1,2	1572,0±8,7	12,1
Cavalier х Fanal	166,1±3,1	3210,1±55	19,3	214,5±0,8	2052,8±17	9,6
К у к у р у з а						
Ві 73	277,3±6,1	1549,6±4,8	5,6	405,1±3,0	1785,2±12	4,4
ОК 18	163,7±1,5	1610,8±4,8	9,8	365,3±1,4	2090,5±71	5,7
Ві 73 х ОК 18	260,0±1,6	2013,3±22	7,7	382,5±8,4	2495,2±5,0	6,5
Ві 73	277,3±6,1	1549,6±4,8	5,6	405,1±3,0	1785,2±12	4,4
МК 22	198,7±2,3	1950,3±3,0	9,8	345,9±2,0	2673,7±19	7,7
Ві 73 х МК 22	299,6±13,1	1959,5±1,1	6,5	390,9±2,1	2241,9±18	5,7

У проростков ржи и пшеницы 0,001% ГМК приводит к активации синтеза нуклеиновых кислот в митохондриях. Так, например, после 24 часового воздействия ГМК содержание митохондриальной РНК у ржи увеличивается в 2,2 раза, у пшеницы – в 1,6 раза. По содержанию ДНК в митохондриях опытные растения ржи превышают контрольные в 2,2 раза, пшеницы – в 2,8 раза (табл.9).

Определенной закономерности по изменению биосинтеза хлоропластного генетического материала не отмечалось.

Таблица 5

Фотосинтетическая способность хлоропластов гетерозисных гибридов томата и их родительских форм

Сорта, гибриды	Выделение кислорода, $\mu\text{M O}_2$ мг.хл. ч	Циклическое фотофосфорилирование, $\mu\text{M P}_{\text{неорг}}$ мг.хл. ч	Нециклическое фотофосфорилирование, $\mu\text{M P}_{\text{неорг}}$ мг.хл. ч	Восстановление феррицианида калия, мкМ
Белый налив	72±5	55±4	34±2	40±8
Resista	90±8	13±3	47±1	66±10
Белый налив x Resista	135±11	75±2	54±4	175±12
Смесь хлоропластов исходных форм (1:1)	63±4	60±5	45±6	61±5
Киевский 139	111±6	33±1	22±2	90±9
Ленин.скор.	132±4	17±4	14±4	106±11
Киев. 139 x Ленин.скор.	165±5	54±3	24±5	130±4
Смесь хлоропластов исходных форм (1:1)	130±3	45±5	14±5	100±5
Cavalier	106±10	66±4	55±4	102±2
Fanal	78±9	38±3	46±6	54±5
Cavalier x Fanal	102±11	51±1	64±7	120±6
Смесь хлоропластов исходных форм (1:1)	105±8	45±4	40±6	95±7
Valiant	216±5	20±2	12±1	117±7
Ленин.скор.	165±10	15±3	14±4	106±11
Valiant x Ленин.скор.	234±4	21±5	23±5	135±5

Очевидно, вызываемая ГМК стимуляция того или иного физиологического процесса возникает как следствие компенсаторной активации метаболизма в ответ на относительно слабое токсическое действие ГМК и при воздействии ГМК в концентрации, усиливающий рост, благодаря ядерно-митохондриальному взаимодействию генетических систем клетки, обеспечивается активация физиологических процессов.

Таблица 6

Содержание нуклеиновых кислот в митохондриях и хлоропластах гибридов огурца, хлопчатника и их родительских форм (в мг на 100 г сухого вещества цитоплазматических органелл)

Сорта, гибриды	Митохондрии			Хлоропласты		
	ДНК	РНК	$\frac{РНК}{ДНК}$	ДНК	РНК	$\frac{РНК}{ДНК}$
<i>Огурец Cucumis sativus L.</i>						
Киров. улуч.	588,5±2,5	2500,6±12,2	4,3	133,3±1,2	1122,4±9,3	8,4
Щедрый 118	438,9±1,2	2003,8±17,3	4,6	108,4±2,5	841,8±5,0	7,8
Киров. улуч. х Щедрый	585,2±2,2	2359,6±8,0	4,0	156,4±1,6	1316,6±8,7	8,4
Парад	445,9±6,9	2071,7±17,3	4,6	168,7±1,9	993,6±6,0	5,9
Щедрый 118	438,9±15,3	2003,8±14,9	4,6	108,4±0,8	841,8±8,2	7,8
Парад х Щедрый 118	440,7±9,5	2045,2±08,0	4,6	169,9±1,5	1025,0±5,3	6,0
<i>Хлопчатник Gossypium L.</i>						
М-4	60,9±1,6	1238,7±5,8	20,3	72,6±0,8	753,5±3,2	10,4
АК -4-42	55,9±1,9	838,2±4,9	15,0	100,1±2,2	924,6±4,7	9,3
М-4 х АК-4-42	58,4±1,2	880,9±6,2	15,0	99,5±1,2	1446,2±6,7	14,5
М-4	60,9±1,6	1238,7±5,8	20,3	72,6±0,8	753,5±3,2	10,4
С-460	53,7±1,5	1021,2±6,2	19,0	63,6±1,2	659,4±2,5	10,4
М-4 х С-460	44,9±1,1	1016,0±6,8	22,6	110,4±1,1	847,3±3,9	7,7
М-4	60,9±1,6	1238,7±5,8	20,3	72,6±0,8	753,5±3,2	10,4
152-F	54,0±0,5	1021,2±6,9	18,9	111,5±1,4	759,0±2,8	6,8
М-4 х 152-F	60,9±0,9	1159,2±8,4	19,0	162,8±1,2	1255,8±9,0	7,7

3.3. Физиолого-генетические реакции сортообразцов хлопчатника с различной степенью устойчивости к стрессовым факторам

Изучение изменений всхожести семян и содержания хлорофилла в растворах осмотиков позволило на ранних этапах развития хлопчатника видов *G.hirsutum L.* и *G.barbadense L.* выделить сортообразцы, высокоустойчивые к засухе и засолению (табл.10).

Таблица 7

Содержание нуклеиновых кислот в митохондриях и хлоропластах гибридов пшеницы и их родительских форм (в мг на 100 г сухого вещества цитоплазматических органелл)

Сорта, гибриды	Митохондрии			Хлоропласты		
	РНК	ДНК	РНК/ДНК	РНК	ДНК	РНК/ДНК
<i>lutescens</i> ФРГ	1070,4±7,8	509,7±6,0	2,1	1426,2±6,9	306,9±1,2	4,7
Бирлик	1009,8±8,9	556,3±5,8	1,8	910,5±7,5	267,2±1,7	3,4
<i>lutescens</i> ФРГ х Бирлик	1948,3±14	750,1±4,1	2,6	2495,2±5,0	416,4±3,0	3,6
Бирлик х <i>lutescens</i> ФРГ	1617,3±8,7	910,9±6,8	1,8	1146,1±8,8	371,4±5,6	3,1
<i>lutescens</i> ФРГ	1070,4±7,8	509,7±6,0	2,1	1426,2±6,9	306,9±1,2	4,7
<i>lutescens</i> КСИ	1324,4±9,7	318,9±1,2	4,2	1297,5±13,1	138,9±1,8	9,3
<i>lutescens</i> ФРГ х <i>lutescens</i> КСИ	1134,1±8,1	779,6±5,8	1,5	1856,8±12,9	529,1±2,5	3,5
<i>lutescens</i> КСИ х <i>lutescens</i> ФРГ	1565,2±10	554,1±7,0	2,8	1419,2±14,1	315,8±1,6	4,5
Бирлик	1009,8±8,9	556,3±5,8	1,8	910,5±7,5	267,2±1,7	3,4
Безостая 1	880,6±6,2	662,9±3,1	1,3	1149,5±6,8	246,3±1,2	4,7
Бирлик х Безостая 1	1415,0±11	800,0±8,7	1,8	1138,8±5,6	305,1±1,5	3,7
Безостая 1 х Бирлик	1245,9±9,1	604,2±7,3	2,1	870,7±7,2	289,3±3,6	3,0

Анализ процентного соотношения уровней устойчивости сортообразцов к засухе и засолению выявил различия между изученными видами хлопчатника (рис.7). *G.hirsutum* L. по сравнению с *G.barbadense* L. оказался менее устойчивым к стрессам.

У 48 сортообразцов хлопчатника вида *G.barbadense* L. были изучены устойчивость к абиотическим стрессам и основные хозяйственно-ценные признаки урожайности (табл.11), в результате

выделены перспективные сортообразцы для использования в селекции.

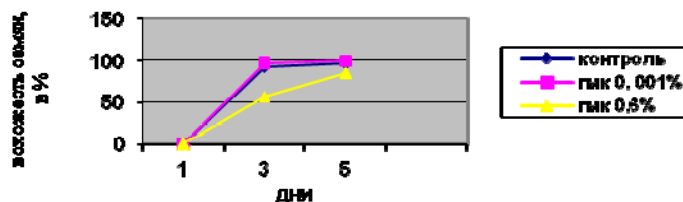


Рис. 6. Изменение всхожести семян тритикале под действием ГМК

С использованием программы SPSS 16.0 у хлопчатника была изучена коррелятивная связь между основными хозяйственно-ценными признаками и устойчивостью к засухе (табл.12), установлена положительная корреляция между некоторыми изученными признаками.

Таблица 8

Изменение содержания РНК и ДНК в клетке проростков пшеницы при стимуляции и ингибировании ростовых процессов, вызываемых действием ГМК

Варианты	Фракции ДНК, $\times 10^{-12}$ г				% лаб. от общей ДНК	Лаб стаб	РНК, $\times 10^{-12}$ г	РНК ДНК
	лаб.	стабил.	ост.	сумма				
Пшеница – 24 ч								
Контроль	2,058	6,658	1,384	10,100	20,5	0,31	31,340	3,10
0,001% ГМК	2,160	5,942	1,632	9,734	22,2	0,36	48,198	4,95
0,6% ГМК	1,903	5,778	1,181	8,862	21,5	0,33	25,382	2,86
Пшеница – 48 ч								
Контроль	2,544	3,614	1,506	7,664	33,2	0,70	22,048	2,88
0,001% ГМК	2,104	1,495	0,465	4,064	51,8	1,40	22,616	5,57
0,6% ГМК	1,778	2,840	0,873	5,491	32,0	0,61	10,742	1,97

У высокоустойчивых к засухе сортообразцов хлопчатника отмечается активация синтеза тотальной и лабильной фракции ДНК, в то время как количество стабильной ДНК уменьшается. Так,

например, при засухе у сортообразца 9732I увеличение доли лабильной фракции ДНК составило 9,2%, одновременно процент стабильной ДНК примерно в такой же степени уменьшился (8,9%). Аналогичная картина по изменению синтеза нуклеиновых кислот отмечается и при солевом стрессе.

В условиях засухи активность синтеза РНК у опытных растений сортообразцов хлопчатника 9732I, 5010-V, S-6022, выделенных как засухоустойчивые, превышает контрольные растения на 10,0, 12,3 и 35,6%, соответственно (рис.8).

Таблица 9

Изменение содержания РНК и ДНК в митохондриях и хлоропластах пшеницы и ржи при стимуляции ростовых процессов, вызываемых действием ГМК (в мг на 100 г сухого вещества цитоплазматических органелл)

Варианты	Митохондрии			Хлоропласты		
	ДНК	РНК	$\frac{РНК}{ДНК}$	ДНК	РНК	$\frac{РНК}{ДНК}$
Рожь – 24ч						
Конт-роль	273,45±7,4	971,52±33,1	3,55	151,16±3,8	2111,39±86	13,97
ГМК	578,2±9,8	2113,58±65,4	3,65	394,91±18,4	1947,90±69	4,93
Пшеница – 24ч						
Конт-роль	188,14±7,8	1251,76±6,4	6,65	643,09±7,8	1914,14±83	2,98
ГМК	526,68±16,0	2056,20±13,8	3,90	370,18±6,6	1925,40±6,6	5,20
Рожь – 48 ч						
Конт-роль	259,61±8,5	1380,0±55,2	5,31	137,69±3,1	2086,25±65	15,1
ГМК	308,0±0	2378,6±18,2	7,72	306,33±15,2	2398,55±98	7,82
Пшеница – 48 ч						
Конт-роль	194,87±7,5	743,40±8,4	3,81	404,91±10,8	1002,80±21	2,48
ГМК	336,41±10,9	1311,0±36,5	3,90	270,92±8,9	975,20±6,1	3,60

У образцов хлопчатника, у которых отмечена отрицательная реакция по показателям физиологических параметров на абиотический стресс, синтез тотальной ДНК снижается. При этом наблюдается уменьшение количества лабильной и активация синтеза стабильной ДНК.

У чувствительных к стрессу образцов хлопчатника наблюдается снижение содержания РНК (рис.9). При этом, у более чувствительных к стрессу сортообразцов уменьшение содержания РНК более значительно. Так, у неустойчивого к засухе сортообразца 741 происходит значительное в сравнении с контролем уменьшение количества РНК (35%).

Таблица 10

Показатели устойчивости сортообразцов хлопчатника к засухе и засолению

Степень устойчивости	Количество образцов			
	засуха		засоление	
	<i>G.hirsutum</i> L.	<i>G.barbadense</i> L.	<i>G.hirsutum</i> L.	<i>G.barbadense</i> L.
высокоустойчивые	18	20	32	26
устойчивые	36	13	88	26
среднеустойчивые	26	7	38	10
слабоустойчивые	47	15	32	6
чувствительные	70	15	7	-
количество образцов	197	70	197	68

Таким образом, при действии абиотических факторов среды у устойчивых сортов наблюдается активация синтеза РНК, тотальной, лабильной, остаточной ДНК и уменьшение количества стабильной фракции ДНК. У чувствительных к стрессу образцов синтез тотальной, лабильной ДНК и РНК снижается.

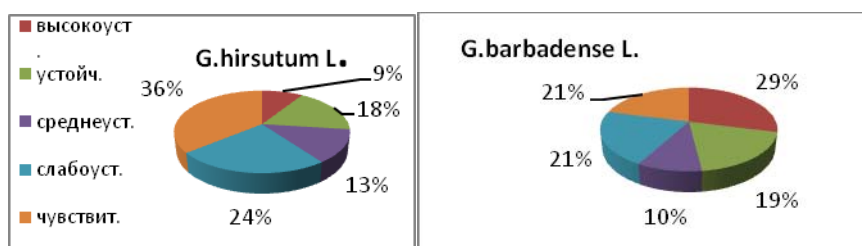


Рис.7. Показатели сравнительного соотношения уровней засухоустойчивости сортообразцов хлопчатника вида *G.hirsutum* L. и *G.barbadense* L.

Сопоставим все три изученных явления: гетерозис, стимуляция ростовых процессов и стресс-устойчивость. В наших исследованиях отмечается активация некоторых морфо-физиологических показателей при гетерозисе, физиологических – при стимуляции роста и устойчивости растений к стрессам.

Таблица 11

Характеристика хозяйственно-ценных признаков хлопчатника, устойчивых к засухе

№	Сорто-образцы	Стресс-депр., %	Всхо-жесть семян, день	Цве-тение, день	Созрева-ние коро-бочек, день	Количест. коробочек на раст., шт	Масса хлопка-сырца, г.	Масса одной коробоч-ки, г	Длина волокна по летучкам, мм	Выход волокна, %	Масса 1000 семян, г.
1	Mos 620	0	8	82	141	25	85,6	3,8	36,6	34,5	109,0
2	Aspero	0	8	83	143	25	79,4	3,3	35,0	31,2	122,6
3	5010-V	0	8	88	146	25	72,6	3,3	37,9	33,9	134,4
4	5230-V	0	8	85	143	40	133,5	3,6	37,0	31,7	122,6
5	AP-154	0	8	90	148	25	84,5	3,7	37,2	33,0	114,4
6	S-6002	0	8	83	144	40	129,4	3,5	36,6	30,2	120,4
7	6465-V	0	8	87	143	25	79,5	3,5	37,0	33,5	116,4
8	S-6022	0	8	84	144	30	96,5	3,5	36,7	33,0	129,0
9	9732I	0	8	89	148	25	79,4	3,6	36,9	33,8	113,8
10	Todla-18	0	8	82	143	25	63,2	2,7	35,4	32,6	118,2
11	711/1	0	8	85	146	25	82,6	3,7	37,2	33,7	148,6
12	7318-V-1	0	6	87	148	25	67,5	3,1	37,7	32,7	128,0
13	Agdash -21	0	7	82	143	30	90,7	3,4	36,2	30,4	125,6
14	Pima-32	0	8	87	144	25	59,3	2,8	38,8	34,4	119,4
15	Pima-S-1	0	7	83	144	25	68,1	3,0	37,4	34,1	102,2
16	8763I	0	8	83	143	30	98,7	3,7	37,4	33,3	123,2
17	S-6040	0	6	82	140	25	58,1	2,7	35,8	33,2	118,4

Таблица 12

Определение коррелятивной связи биологических и основных хозяйственно-ценных признаков у сортообразцов хлопчатника вида *G. barbadense* L.

	Степень стресс-депрессии всхожести семян при засухе, %	Всхожесть семян, день	Цветение, день	Созревание коробочек, день	Колич. коробочек на растен., шт	Масса хлопка-сырца, г.	Масса одной коробочки, г	Длина волокна по летучкам, мм	Выход волокна, %	Масса 1000 зерен, г.
Степень стресс-депрессии всхожести семян при засухе, %	1									
Всхожесть семян, день	0.189	1								
Цветение, день	0.345*	0.254	1							
Созревание коробочек, день	0.376**	0.323*	0.827**	1						
Колич. коробочек на растении, шт	-0.156	0.065	-0.167	-0.084	1					
Масса хлопка-сырца, г.	-0.014	0.124	-0.115	-0.008	0.893**	1				
Масса одной коробочки, г	0.254	0.106	0.036	0.133	0.229	0.633**	1			
Длина волокна по летучкам, мм	-0.085	0.086	-0.127	-0.032	-0.085	-0.056	0.014	1		
Выход волокна, %	-0.117	0.071	-0.148	-0.190	-0.029	-0.014	-0.013	0.099	1	
Масса 1000 семян, г.	0.145	-0.024	-0.093	-0.013	0.015	0.067	0.179	-0.169	0.010	1

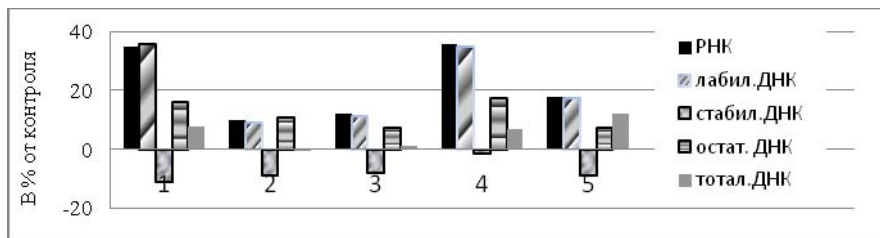


Рис. 8. Изменение содержания нуклеиновых кислот при засухе у стресс-устойчивых сортообразцов

1.AP-154 2. 97321 3.5010-V 4.S-6022 5.S-6002

В таблице 13 обобщен экспериментальный материал, полученный при изучении содержания нуклеиновых кислот, структурного и функционального состояния ДНК изученных явлений.

Знаком плюс (+) отмечаются варианты, которые по тому или иному показателю превышают лучшую родительскую форму при гетерозисе и контрольное растение при стимуляции роста и устойчивости растений к стрессам. Знак равенства (=) указывает, что величина конкретного показателя была промежуточной, приближаясь к лучшему родителю или контролю.

Исследования показали, что гетерозис, стимуляция роста и устойчивость растений к стрессам сопровождаются увеличением соотношения лабильной фракции ДНК к стабильной, увеличением доли лабильного активного хроматина, активацией синтеза РНК.

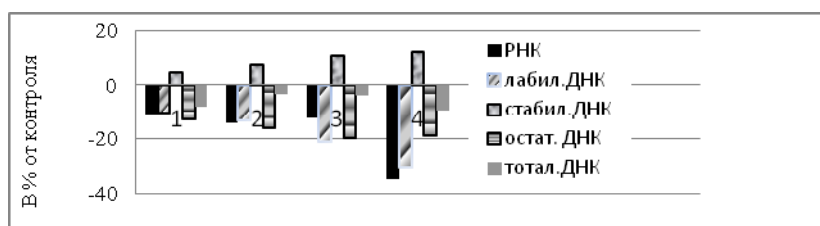


Рис. 9. Изменение содержания нуклеиновых кислот при засухе у сортообразцов хлопчатника с различной чувствительностью к стрессу

1.C-6040-1 2. 5904-1 3.Senare 4.741

Сравнительные данные об изменениях нуклеиновых кислот при гетерозисе, стимуляции роста и устойчивости растений к стрессам

Изученные явления	% лаб. фракции от общей ДНК	Лаб /стаб.	РНК
Гетерозис	+	+	+ ; =
Стимуляция роста	+	+	+
Устойчивость к стрессам	+	+	+

Депрессия в развитии растений при ингибирующей рост концентрации ГМК и воздействии абиотических факторов на чувствительные к стрессу сортообразцы вызвана переходом ДНК в стабильное, менее активное состояние. Соответственно, эти образцы характеризуются сравнительно низкой интенсивностью синтеза РНК и слабой морфогенетической активностью клеток.

ВЫВОДЫ

1. У гетерозисных гибридов сельскохозяйственных культур (пшеница, кукуруза, томат, огурец, баклажан, хлопчатник) выявлена четкая закономерность: по содержанию ДНК на клетку все гибриды превышали родительские формы, не зависимо от видовой принадлежности и степени гетерозисного эффекта.

2. Увеличение среднего содержания ДНК в клетках гетерозисных гибридов происходит неодинаковым путем. Повышение среднего содержания ДНК в ядрах гетерозисных гибридов томата происходит в основном за счет образования новых полиплоидных клеток с содержанием ДНК $4c - 8c$, то есть путем полной репликации ядерной ДНК, а у гибридов пшеницы – $2c - 4c$, то есть за счет амплификации или дифференциальной репликации ДНК.

Увеличение содержания тотальной ДНК у гетерозисных гибридов происходит в одних случаях за счет лабильной фракции, в других – за счет как лабильной, так и стабильной фракции. При этом

3. имеет место перераспределение фракционного состава ДНК в пользу эухроматиновой фракции.

4. Гетерозисные гибриды томата и кукурузы превосходят родителей по содержанию ДНК и РНК в митохондриях. По содержанию ДНК в хлоропластах гибриды томата не отличались от своих родителей, однако по содержанию РНК и активности фотохимических реакций превышали их. У гибридов огурца и хлопчатника наблюдается активация хлоропластной генетической системы, у гибридов пшеницы – активация и митохондриальной, и хлоропластной генетических систем. Очевидно, благодаря более благоприятному ядерно-цитоплазматическому взаимодействию генетических систем обеспечивается проявление гетерозиса.

5. При стимуляции ростовых процессов отмечается увеличение РНК, отношения лабильной к стабильной фракции ДНК и активация синтеза нуклеиновых кислот в митохондриях. Под влиянием концентрации ГМК, ингибирующей рост растений, происходит глубокое торможение биосинтеза как ДНК, так и РНК. Доля лабильной к тотальной ДНК и отношение лабильной ДНК к стабильной в основном уменьшается, что, по-видимому, вызывает подавление процессов деления и новообразования протоплазмы, а в итоге – торможение роста растений.

6. Анализ процентного соотношения уровней устойчивости сортообразцов хлопчатника к засухе и засолению показал, что вид *G.barbadense* L. в сравнении с видом *G.hirsutum* L. в большей степени способен противостоять негативному действию абиотических факторов среды.

7. С использованием программы SPSS 16.0 у хлопчатника вида *G.barbadense* L. установлена положительная корреляция между устойчивостью к засухе и цветением, между полевыми всходами семян и периодом вегетации, а так же значительная положительная корреляция между засухоустойчивостью и периодом вегетации, между цветением и периодом вегетации, между количеством коробочек и массой хлопка-сырца, между массой хлопка-сырца и массой коробочки.

8. У устойчивых к засухе и засолению сортообразцов хлопчатника стресс вызывает активацию синтеза тотальной, лабильной и остаточной ДНК, а также РНК, что свидетельствует об увеличении физиологической лабильности и функциональной активности генетического аппарата. При этом отмечается уменьшение количества стабильной ДНК. У стресс-неустойчивых сортообразцов

наблюдается снижение синтеза РНК, ДНК и смещение соотношения фракций ДНК в сторону стабильной.

9. Гетерозис, рост-стимуляция и стресс-устойчивость растений характеризуются активацией физиологических процессов. Во всех трех явлениях отмечается увеличение синтеза РНК, доли лабильного активного хроматина, что можно объяснить процессом накопления локусов с идентичной функцией, или так называемых «повторов» ДНК.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

Установление закономерностей перестройки в генетическом аппарате гибридных организмов у различных сельскохозяйственных культур позволяет рекомендовать определение содержания ДНК в соматической клетке для прогнозирования гетерозиса.

Цитофотометрические исследования по выявлению ядер с повышенным содержанием ДНК могут быть использованы для прогнозирования гетерозисного эффекта, что способствует ускорению селекционного процесса.

Изучение активности синтеза лабильной и стабильной фракций ДНК, РНК позволяет на ранних этапах онтогенеза выявить сортообразцы хлопчатника, высокоустойчивые к засухе и засолению.

Из коллекции хлопчатника выявлены образцы, высокоустойчивые к абиотическим стрессам, которые рекомендованы для использования в различных селекционных программах.

Выделены перспективные для селекции сортообразцы хлопчатника, сочетающие стресс-устойчивость с хозяйственно-ценными признаками продуктивности.

СПИСОК ОСНОВНЫХ ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. **Али-заде М.А., Алиев Р.Т., Мамедова А.Д.** К вопросу о прогнозировании гетерозисного эффекта томатов по содержанию ДНК в соматической клетке // Известия АН Азерб. ССР, 1981, №1, с.28-31.
2. **Алиев Р.Т., Али-заде М.А., Мамедова А.Д.** Изменение в содержании нуклеиновых кислот в соматической клетке гетерозисных гибридов (F₁) томатов // Доклады АН Азерб. ССР, 1981, №3, с.79-81.
3. **Азизов И.В., Казибекова Э.Г., Алиев Р.Т., Мамедова А.Д.** Фотохимические реакции хлоропластов и содержание нуклеиновых кислот в связи с гетерозисом / V Всесоюзный биохимический съезд, М., 1986, т.3, с.189.
4. **Алиев Р.Т., Мамедова А.Д., Азизов И.В.** Содержание нуклеиновых кислот и активность фотохимических реакций у томатов в связи с гетерозисом // С.-х. биология, М., 1986, №4, с.67-70. **(IF). (Th.R.).**
5. **Алиев Р.Т., Мамедова А.Д.** О механизме повышения содержания ДНК в клеточных ядрах гетерозисных гибридов пшеницы и томатов // С.-х. биология, М., 1987, № 6, с.9-12. **(IF). (Th.R.).**
6. **Мамедова А.Д., Мамедова Н.Х.** Особенности содержания ДНК и его фракционного состава у мутантов хлопчатника, выделенных по признаку скороспелости / Междунар. конф. «Проблемы радиационной генетики на рубеже веков», М., 2000, с.98-99.
7. **Гаджиева Ш.И., Алиев Р.Т., Джавадова Л.Г., Ахундова Э.М., Мамедова А.Д.** Структурно-функциональные изменения у эгилопсо-пшеничного гибрида под действием стрессовых факторов / Труды 4-ого Междунар. симп. «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования», М., 2001, т.1, с.197-198.
8. **Алиев Р.Т., Мамедова А.Д., Гасанова Г.И.** Оценка устойчивости сортов хлопчатника к засухе // Azərbaycan Aqrar Elmi, 2004, №1-3, с.94-96.
9. **Алиев Р.Т., Мамедова А.Д., Джавадова Л.Г., Мамедова Н.Х.** Сравнительное изучение устойчивости некоторых генотипов хлопчатника к засухе и болезням / Материалы УІ междунар. симп. «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования», М., 2005, с.14-16.

10. **Алиев Р.Т., Мамедова А.Д., Гасанова Г.И.** Физиологическая реакция генотипов хлопчатника на стресс засухи // АМЕА Хəбərləri, *Biologiya elmləri seriyası*, 2005, №3-4, s.129-137.
11. **Акрагов З.И., Алиев Р.Т., Мамедова А.Д.** Steadiness of evaluating of cotton varieties to stress factors according to indicators of department / International Meeting “Photosynthesis in the Post-Genomic Era: Structure and Function of Photosystems”, М., 2006, p.256.
12. **Алиев Р.Т., Мамедова А.Д., Гасанова Г.И.** Диагностика относительной устойчивости сортов хлопчатника вида *G.barbadense* L. к действию засоления / УП Междунар. симп. «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования», М., 2007, т.3, с.11-13.
13. **Мамедова А.Д.** Reaction of cotton varieties of *G.hirsutum* L. species to drought stress / Materials of III International Scientist conference «Biodiversity. Ecology. Adaptation. Evolution». Odesa, 2007, p.41.
14. **Мамедова А.Д., Мамедова Н.Х., Гасанова Г.И.** Изучение устойчивости сортов хлопчатника вида *G. hirsutum* L. и *G.barbadense* L. к засолению и болезням // Сборник научных трудов НАН Украины “Проблемы генетики, селекции и биотехнологии”. Киев: Логос, 2007, т.2, с.368-372.
15. **Алиев Р.Т., Мамедова А.Д., Алескерев Г.Н.** Изучение засухо-, солеустойчивости и некоторых хозяйственно-технологических показателей урожайности генотипов хлопчатника // Известия НАНА, серия Б., 2007, №1-2, с.116-123.
16. **Мамедова А.Д.** Сравнительное соотношение степени солеустойчивости сортов хлопчатника вида *G.hirsutum* L. и *G.barbadense* L. // АМЕА Botanika İnstitutunun elmi əsərləri, XXVII cild, Bakı: Elm, 2007, s.317-320.
17. **Мамедова А.Д.** Изучение солеустойчивости интродуцированных сортов хлопчатника вида *G.hirsutum* L. / Материалы докладов X Междунар. симп. «Эколого-популяционный анализ полезных растений: интродукция, использование», Сыктывкар, 2008, с.117-118.
18. **Мамедова А.Д.** Межвидовые различия сортов хлопчатника в реакции на солевой стресс / Саратовский государственный аграрный университет им.Н.И.Вавилова «Вавиловские чтения-2008», Саратов, ИЦ: Наука, 2008, ч.1, с.187-188.
19. **Мамедова А.Д.** Результаты исследования коллекционных сортов хлопчатника вида *G.barbadense* L. на устойчивость к

абиотическим факторам среды / Материалы Междунар. конф. «Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения», Пенза, 2008, ч. II, с.63-64.

20. **Мамедова А.Д.** Внутри- и межвидовая оценка генотипов хлопчатника вида *G.hirsutum* L. и *G.barbadense* L. на устойчивость к солевому стрессу / Материалы III научной конф. «Принципы и способы сохранения биоразнообразия», М., 2008, с.640-641.

21. **Мамедова А.Д., Мамедова Н.Х., Гасанова Г.И.** Результаты изучения степени устойчивости сортов хлопчатника вида *G.hirsutum* L. к биотическим и абиотическим факторам среды // Сборник научных трудов НАН Украины «Факторы экспериментальной эволюции организмов», Киев: Логос, 2008, т.5, с.108-110.

22. **Мамедова А.Д., Гасанова Г.И.** Различия адаптивного ответа сортов хлопчатника вида *G. hirsutum* L. на стресс засухи / Материалы VIII Междунар. симп. «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования», М., 2009, т.II, с.214-215.

23. **Мамедова А.Д.** Стресс-реакция некоторых коллекционных сортов хлопчатника на отрицательное действие засухи // Труды Института ботаники НАНА, Баку: Елм, 2009, с.818-822.

24. **Мамедова А.Д.** Различия в характере адаптивных реакций различных видов хлопчатника на действие абиотических факторов / Материалы междунар. конф. «Чарльз Дарвин и современная биология», Санкт-Петербург, 2009, с.57-59.

25. **Мамедова А.Д.** Изучение адаптивных реакций коллекционных сортов хлопчатника на солевой стресс / Материалы Всероссийской конф. «Проблема и стратегия сохранения биоразнообразия растительного мира Северной Азии», Новосибирск, 2009, с.164-165.

26. **Mamedova A.D., Gasanova G.I.** Adaptive differences of cotton sorts of *G.barbadense* l. type during salinization / Materials of IV International conference "Biodiversity. Ecology. Adaptation. Evolution", Odesa, 2009, p.42-43.

27. **Мамедова А.Д.** Изучение степени засухоустойчивости некоторых видов рода *Gossipium* L. в условиях Азербайджана / Материалы междунар. конф. «Интродукция и селекция растений», Донецк, 2009, т.2, с.70-73.

28. **Мамедова А.Д., Мамедова Н.Х., Гасанова Г.И., Мамедова З.Б.** Физиологическая и фитопатологическая оценка устойчивости тонковолокнистых сортов хлопчатника к засухе и вилту // Сборник

научных трудов НАН Украины «Факторы экспериментальной эволюции организмов», Киев: Логос, 2009, т.6, с.165-168.

29. **Мамедова А.Д.** Сравнительное изучение стресс-устойчивости средневолокнистых и тонковолокнистых сортов хлопчатника к действию абиотических факторов среды в условиях Азербайджана / Материалы междунар. конф. «Интродукция растений: теоретические, методические и прикладные проблемы», Июшкар-Ола, 2009, с.337-340.

30. **Мамедова А.Д.** Межвидовая оценка сравнительной засухоустойчивости сортов хлопчатника вида *G.hirsutum* L. и *G.barbadense* L. // Genetik Ehtiyatlar İnstitutunun elmi əsərləri, 1 cild, Bakı, 2009, s.319-325.

31. **Мамедова А.Д.** Изучение стресс-реакции некоторых коллекционных образцов кукурузы на отрицательное действие засоления / Материалы междунар. конф. «Проблемы сохранения биологического разнообразия и использования биологических ресурсов», Минск, 2009, ч.2, с.281-283.

32. **Mammadova A.D.** Intraspecific and interspecific estimation of drought resistance of different cotton varieties of *G.hirsutum* L. and *G. barbadense* L. species / The 3rd International Conference of Integrated Approaches to Improve Crop Production Under Drought-Prone Environments, 2009, Shanghai, China, p.198-199.

33. **Мамедова А.Д.** Выявление генотипов кукурузы с высокой активностью физиологического метаболизма в условиях воздействия абиотических факторов среды / Материалы IX Всероссийской конф. с междунар. участием «Биоразнообразие: состояние, проблемы и региональная стратегия сохранения и развития», Тобольск, 2010, с.37-38.

34. **Мамедова А.Д., Гасанова Г.И.** Изучение стресс-реакции коллекционных образцов хлопчатника на действие засухи / Материалы XIX Междунар. симпозиума «Нетрадиционное растениеводство. Селекция и генетика», Симферополь, 2010, с.408-409.

35. **Мамедова А.Д.** Оценка степени засухоустойчивости сортов хлопчатника вида *G.barbadense* L. по показателям всхожести семян в растворе сахарозы // Azərbaycan Elmi-Tədqiqat Əkinçilik İnstitutunun Elmi əsərləri, XXII cild, Bakı, 2010, s.150-152.

36. **Мамедова А.Д.** Сравнительное изучение адаптивной реакции сортов хлопчатника на действие натрий-хлоридного засоления / «Первые международные Беккеровские чтения», Волгоград, 2010, ч.1, с.138-139.

37. **Мамедова А.Д.** Изучение физиологической адаптации коллекционных образцов кукурузы к стрессу засухи // Труды Института Ботаники НАНА, 2010, том XXX, с.358-362.

38. **Mammadova A.D.** Studying of the adaptive reaction of *Zea mays* L. accessions in drought and salinity condition / 2-nd International on Genomics of Plant Genetic Resources, Bologna, Italy, 2010, p.270.

39. **Мамедова А.Д., Мамедова Н.Х.** Выявление сопряженной устойчивости к абиотическим и биотическим стрессам у коллекционных сортообразцов хлопчатника / Материалы IX Междунар. симп. «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования», М., 2011, с.180-181.

40. **Мамедова А.Д.** Изучение адаптивного потенциала коллекционных образцов хлопчатника к отрицательному действию засухи // АМЕА Genetik Ehtiyatlar Institutun Elmi əsərləri, Bakı, 2011, cild 3, с.294-299.

41. **Мамедова А.Д., Мамедова Н.Х.** Выявление степени стресс-устойчивости сортообразцов хлопчатника к комплексу неблагоприятных факторов среды // Материалы конф. «Проблемы сохранения растительного мира Северной Азии и его генофонда», Новосибирск, 2011, с.124-125.

42. **Мамедова А.Д., Мамедова Н.Х.** Изучение адаптивного потенциала коллекционных сортообразцов хлопчатника к комплексу отрицательных факторов среды // Сборник научных трудов НАН Украины «Факторы экспериментальной эволюции организмов», Киев: Логос, 2011, т. 10, с. 269-273.

43. **Мамедова А.Д.** Изучение закономерностей взаимодействия генетических систем ядра и цитоплазматических органелл у хлопчатника при гетерозисе // АМЕА Genetik Ehtiyatlar Institutun əsərləri, cild 4, 2012, s.220-224.

44. **Мамедова А.Д.** Содержание нуклеиновых кислот в клетке гетерозисных гибридов огурца / Междунар. конф. «Селекция и генетика с.-х. растений: традиции и перспективы». Одесса, 2012, с.171-172.

45. **Мамедова А.Д.** Изучение содержания нуклеиновых кислот в клетках листа гетерозисных гибридов пшеницы и их исходных форм // Сборник научных трудов НАН Украины «Достижения и проблемы генетики, селекции и биотехнологии», Киев: Логос, 2012, т.4, с.150-154.

46. **Mammadova A.D.** Nuclear-mitochondrial interaction of cells genetic systems, under the stimulation of the growth processes by maleic acid hydrazide // «Scientific enquiry in the contemporary world: theoretical basics and innovative approach», Research articles, Publishing Titusville, USA, 2012, v.1, p.99-100.

47. **Алиев Р.Т., Мамедова А.Д.** Изучение физиологической реакции сортообразцов кукурузы (*Zea mays* L.) на действие абиотических факторов среды / Материалы X междунар. симп. «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования», М., 2013, т.2, с.3-4.

48. **Мамедова А.Д.** Интенсивность синтеза нуклеиновых кислот в цитоплазматических органеллах растений при гетерозисе и стимуляции ростовых процессов, вызываемых действием гидразид малеиновой кислоты // Сборник научных трудов НАН Украины «Факторы экспериментальной эволюции организмов», Киев: Логос, 2013, т.12, с.273-276.

49. **Mammadova A.D., Akparov Z.I., Aliyev R.T.** Study of the functional state of the cell genome of agricultural crops as related with heterosis / International Plant Breeding Congress, Abstract Book, Antalya, Turkey, 2013, p.109.

50. **Мамедова А.Д.** Активность синтеза РНК и ДНК в клеточных органеллах у сельскохозяйственных культур в связи с гетерозисом // С.-х. биология, М., 2013, №3, с.37-44. (IF). (Th.R.).

51. **Мамедова А.Д., Алиев Р.Т.** Изучение активности синтеза генетического материала в клетке гетерозисных гибридов томата и хлопчатника // Сборник научных трудов НАН Украины «Факторы экспериментальной эволюции организмов», Киев: Логос, 2014, т.15, с.210-214.

52. **Мамедова А.Д., Алиев Р.Т.** Изучение активности синтеза генетического материала в клеточных ядрах и цитоплазматических органеллах у с.-х. культур в связи с гетерозисом // Вестник Томского гос.университета. Биология, 2014, т.28, №4, с.136-149. (IF). (Th.R.).

53. **Мамедова А.Д.** Изучение изменений физиологических показателей и синтеза нуклеиновых кислот у ржи и пшеницы при стимуляции ростовых процессов, вызываемых действием гидразид малеиновой кислоты / IX Междунар. симп. «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования», М., 2015, с. 237-240.

54. **Мамедова А.Д.** Эффект действия засухи на синтез нуклеиновых кислот и фракционный состав ДНК у сортов хлопчатника, характеризующихся различной степенью стресс-устойчивости // Сборник научных трудов НАН Украины «Факторы экспериментальной эволюции организмов», Киев, 2015, т.17, с.70-73.

55. **Mammadova A.D., Aliyev R., Babayeva S., Abbasov M.** Studying the intensity of physiological and genetic processes in plants treated with maleic hydrazide // *Albanian j. agric. sci.* 2015, vol. 14, No. 4,3 p.38-343. (IF).

56. **Mammadova A.D., Aliyev R., Babayeva S., Abbasov M.** Adaptive reaction of cotton accessions of *G.hirsutum* L. and *G.barbadense* L. species to a drought stress. *Genetika, Serbia*, 2015, vol. 47, No.2, p.617-626. (IF). (Th.R.).

57. **Алиев Р.Т., Мамедова А.Д.** Молекулярно-генетические аспекты гетерозиса. Монография, Германия: LAP LAMBERT Academic Publishing, 2015, 119 с.

58. **Мамедова А.Д., Алиев Р.Т.** Изучение активности синтеза нуклеиновых кислот при гетерозисе и стимуляции ростовых процессов, вызываемых действием ГМК. *Известия вузов: естеств. науки.* 2016, №3, с. 36-40. (IF). (Th.R.).

59. **Мамедова А.Д., Алиев Р.Т., Мамедова З.Б., Исламова Ф.М.** Изучение биологических и хозяйственно-ценных признаков коллекционных сортообразцов хлопчатника вида *G. barbadense* L. // *Научные труды НАН Украины «Факторы экспериментальной эволюции организмов»*, Киев, 2016, т.17, с.191-193.

60. **Мамедова А.Д., Алиев Р.Т.** Изменение содержания РНК и структурного состояния ДНК при засолении у сортообразцов хлопчатника вида *G.barbadense* L., отличающихся различной степенью устойчивости к стрессу // *Известия вузов: естеств. науки.* 2017, №2, с. 263-40. (IF). (Th.R.).

Bitkilərdə heterozis effektinin və stres amillərə davamlılığın fizioloji-genetik xüsusiyyətləri

XÜLASƏ

Dissertasiya işi kənd təsərrüfatı bitkilərinin (pomidor: *Solanum lycopersicum* L., xiyar: *Cucumis sativus* L., badımcan: *Solanum melongena* L., qarğıdalı: *Zea mays* L., buğda: *Triticum* L., çovdar: *Secale cereale* L., triticales: *Triticosecale* W. və pambıq: *Gossypium* L.) heterozis effektinin, stresə davamlılığının və böyümənin stimullaşmasının fizioloji-genetik xüsusiyyətlərinin tədqiqinə həsr olunmuşdur.

Müəyyən edilmişdir ki, hər üç proses fizioloji proseslərin aktivləşməsi ilə səciyyələnir: heterozis zamanı yan kök sisteminin uducu səthinin sahəsi və quru maddələrin toplanmasının intensivliyi artır, hidrazid malein turşusunun təsiri ilə böyümə prosesləri stimullaşır və quraqlıq və duzluluğa davamlılıq zamanı toxumların cücərməsi kontrola nisbətən aktivləşir. Qeyd edilən hər 3 proses zamanı nuklein turşularının sintezinin xüsusiyyətlərinin tədqiqinin nəticələri:

Heterozis. İlk dəfə olaraq müxtəlif kənd təsərrüfatı bitkilərinin heterozis hibridlərində hüceyrənin ayrı-ayrı strukturlarında (nüvə, mitoxondri və xloroplastlarda) nuklein turşularının miqdarındakı dəyişilmələrin valideyn formalarla müqayisədə kompleks qiymətləndirilməsi aparılmışdır.

Müəyyən edilmişdir ki, hansı növə aid olmasından asılı olmayaraq, heterozis bitki hibridlərinin yarpaq toxuması hüceyrələrində DNT-nin miqdarı valideyn formaları ilə müqayisədə çoxdur. Bu zaman hibridlərdə vahid sahəsinə düşən hüceyrələrin ölçülərinin kiçilməsi, sayının isə artması müşahidə olunmuşdur. Hibridlər həm də hüceyrə nüvəsində DNT-nin miqdarının artması ilə səciyyələnmişdir ki, bu pomidorun heterozis hibridlərində nüvədə yeni sinif ploiddiyin ($4c - 8c$) yaranması ilə, yəni nüvə DNT-sinin tam replikasiyası ilə izah olunur. Buğdada isə, DNT-nin miqdarının artması $2c - 4c$ arasında olan hüceyrələrin hesabına, yəni DNT-nin amplifikasiyası və differensial replikasiyası hesabına baş verir.

Heterozis hibridlərdə DNT-nin sintezinin aktivləşməsi həmişə eyni fraksiyanın dəyişilməsi hesabına baş verməmişdir. Heterozis hibridlərdə ümumi DNT-nin yüksək miqdarı əksər hallarda labil fraksiyanın, bəzi hallarda isə həm labil, həm də stabil fraksiyanın artması hesabına baş

vermişdir. Bu zaman fraksiya tərkibinin dəyişilməsi euxromatin fraksiyasının artması istiqamətində olmuşdur.

Hesab olunur ki, DNT-nin labil və stabil fraksiyalarının artması hibrid orqanizmdə çoxsaylı endopoliploid hüceyrələrin formalaşması ilə, ayrı-ayrı fraksiyaların artımı isə gen amplifikasiyası hesabına baş verir.

Heterozis hibridlərdə hüceyrələrin ümumi enerji təminatının artması həm mitoxondri, həm də xloroplast sistemləri hesabına baş verə bilər. Güman edilir ki, nüvə və plazmogenlər yüksək gərginlik altında işlədikləri zaman, plastik maddələrin biosintezinin intensivləşməsi üçün daha çox enerji alan hibridlərdə yüksək heterozis effekti müşahidə oluna bilər.

Böyümənin stimullaşdırılması. İlk dəfə olaraq hidrazid malein turşusunun təsiri ilə böyümənin stimullaşdırılması zamanı buğda və çovdarda yarpaq toxumasının hüceyrələrində DNT-nin struktur və funksional vəziyyətinin, həmçinin mitoxondri və xloroplast genetik sistemlərində sintezin aktivliyinin kompleks tədqiqi aparılmışdır.

Böyümə proseslərinin stimullaşdırılması yarpaq toxuması hüceyrələrində RNT-sintezinin aktivliyinin, labil fraksiyanın stabil fraksiyaya nisbətinin, həmçinin nüvədə euxromatin DNT-sinin payının artması ilə müşayət olunmuşdur. Bu zaman, mitoxondrilərdə nuklein turşularının sintezinin əhəmiyyətli dərəcədə aktivləşməsi müşahidə olunur ki, bu da hüceyrədə genetik sistemin mitoxondrial fraksiyasının əhəmiyyətini göstərir. Hesab olunur ki, hidrazid malein turşusunun təsiri ilə böyümənin stimullaşması zamanı hüceyrənin nüvə-mitoxondri genetik sistemlərinin qarşılıqlı təsiri hesabına hüceyrənin kimyəvi komponentlərinin sintezinin aktivləşməsi, hüceyrələrin bölünməsi və differensiasiyasının, morfogenezin intensivləşməsi təmin olunur.

Hidrazid malein turşusunun ingibirləşdirici qatılığının təsiri zamanı isə həm RNT-nin, həm də DNT-nin biosintezinin tormozlanması baş verir. Labil DNT-nin ümumi DNT-yə nisbəti və labil fraksiyanın stabil fraksiyaya nisbəti azalır ki, bu da bölünmə prosesinin zəifləməsinə və nəticədə bitkinin böyüməsinin dayanmasına səbəb olur.

Stresə davamlılıq. İlk dəfə olaraq *G. hirsutum* L. və *G. barbadense* L. növlərinin kolleksiya sort-nümunələrinin quraqlıq və duzluluğa davamlılığının növdaxili və növlərarası qiymətləndirilməsi aparılmış, müsbət kənd təsərrüfatı əhəmiyyətli, stresə davamlı sort-nümunələr müəyyən edilmişdir. Bitkilərin quraqlıq və duzluluq streslərinə fizioloji reaksiyasının tədqiqi (toxumların cücərməsi və xlorofil miqdarının stres-depressiya dərəcəsinə görə) *G. hirsutum* L. növünə aid olan 197 pambıq

sort-nümunəsindən 17 quraqlığa və 32 duza yüksək davamlı, *G. barbadense* L. növünə aid olan 70 sort-nümunədən isə müvafiq olaraq 18 və 25 davamlı nümunəni müəyyənləşdirməyə imkan vermişdir.

Pambıq sort-nümunələrinin quraqlıq və duzluluğa davamlılıq səviyyələrinin faiz nisbətlərinin analizi göstərmişdir ki, *G. barbadense* L. növü *G. hirsutum* L. növü ilə müqayisədə dəyişkənliyə, yeni, qeyri-adi mühit şəraitinə daha yaxşı uyğunlaşma qabiliyyətinə malikdir. *G. barbadense* L. növünün 48 sort-nümunəsinin qiymətləndirilməsi kənd təsərrüfatı əhəmiyyətli məhsuldarlıq əlamətləri ilə yanaşı həm də, mühitin abiotik stres amillərinə davamlılığı ilə seçilən 20 nümunəni aşkar etməyə imkan vermişdir.

Pambığın *G. barbadense* L. növünün sort-nümunələrinin təsərrüfat əhəmiyyətli əlamətləri və quraqlığa davamlılıq arasındakı əlaqənin SPSS16.0 proqramı ilə tədqiqi bitkilərin quraqlığa davamlılığı ilə çiçəkləmə və cücərtilərin çıxışı ilə vegetasiya dövrü arasında müsbət korrelyasiyanın olmasını, həmçinin, quraqlığa davamlılıq ilə vegetasiya dövrü, çiçəkləmə ilə vegetasiya dövrü, qozaların sayı ilə xam pambığın çəkisi və qozanın çəkisi ilə xam pambığın çəkisi arasında yüksək müsbət korrelyasiyanın mövcudluğunu aşkar etmişdir.

Mühitin abiotik stres amillərinin təsiri zamanı pambığın davamlı sort-nümunələrində RNT-nin, ümumi, labil və qalığ DNT-nin sintezinin aktivləşməsi, stabil DNT-nin miqdarının isə azalması aşkar edilmişdir. Stresə həssas nümunələrdə isə RNT-nin, ümumi, labil və qalığ DNT-nin miqdarı azalmış, stabil fraksiyanın miqdarında isə artım müşahidə olunmuşdur.

Heterozis, böyümənin stimullaşması və stresə davamlılıq əlamətlərin inkişafının genetik tənzimlənməsi mexanizmlərindən asılı olan proseslərdir. Hər üç proses RNT-nin sintezinin güclənməsi, labil fraksiyanın stabil fraksiyaya nisbətinin, labil aktiv xromatinin payının artması ilə səciyyələnir ki, onlar morfogenezin sürətlənməsini təmin edən sintetik proseslərin intensivləşməsinə səbəb olur.

Physiological and genetic characteristics of heterosis and resistance of plants to stress factors

SUMMARY

The thesis is devoted to the study of physiological and genetic aspects of heterosis, growth stimulation and stress resistance in some agricultural crops (tomato: *Solanum lycopersicum* L., cucumber: *Cucumis sativus* L., eggplant: *Solanum melongena* L., maize: *Zea mays* L., wheat: *Triticum* L. rye: *Secale cereale* L., triticale: *Triticosecale* W., and cotton: *Gossypium* L.).

It was found that all three studied phenomena were characterized with the activation of physiological processes: absorbance of the lateral root system and the accumulation intensity of wet weight increased in heterosis, growth processes were stimulated by the action of maleic hydrazide, and seed germination compared with control treatment were activated on drought and salinity resistance reactions.

The results of studies on the nucleic acids synthesis for each of these processes:

Heterosis. A comprehensive assessment of the changes in the nucleic acid content of individual structural elements of cell, nuclei, mitochondria and chloroplasts, in hybrids of different agricultural crops performing heterosis, were carried out first time in comparison with their parental forms.

It was revealed that, regardless of species, the content of DNA in per cells of leaf tissue of the heterosis hybrids plants was higher than those of their parents. Thus, reduction of the cell numbers for per unit area and increasing of cells' size were observed in hybrids. Hybrids were also characterized by increased DNA content in the nucleus of leaf cells, which associated with the new classes of ploidy level ($4c - 8c$) in the heterosis hybrids of tomato, i.e, by full replication of nuclear DNA, and with the $2c - 4c$ level in wheat, that explained by the amplification and also differential replications of DNA.

Activation of DNA synthesis in heterosis hybrids was not observed by the same fraction of DNA in all cases. High levels of total DNA content in the leaves of heterosis hybrids was due to the increased labile DNA fraction

in many cases, while in some cases both labile and stable fractions. At the same time, there was redistribution in favor of the fractional composition of euchromatin fractions. Increasing of the labile and stable fractions of DNA, presumably, was on account of the formation of numerous endoploid cells in the hybrids, while increasing of the individual fractions through the gene amplification.

A total increased energy supply of cells in heterosis hybrids may contribute by mitochondrial and chloroplast systems. Obviously, in the case of nuclear DNA and plasmogen function with an increased load the hybrids gets more energy to enhance the biosynthesis of necessary substances and this may appear as a high heterosis effect.

Growth stimulation. A comprehensive study of the structural and functional status of DNA in the leaf tissue and the activity of the mitochondrial and chloroplast genetic systems of wheat and rye in the period of growth stimulation induced by the action of maleic hydrazide (MH), were carried out for the first time.

Stimulation of the growth processes associated with a reduced activity of DNA synthesis in the cells of leaf tissue, while an increase in the amount of RNA, the transcriptional activity of the DNA, labile and stable DNA fraction ratio and euchromatin portion of DNA in the nucleus.

A significant activation of the nucleic acids synthesis in the mitochondria was noted, which may indicate a high activity of the mitochondrial fraction of cell genetic system. Apparently, the interaction of nuclear and mitochondrial genetic systems of cells in a period of growth stimulation under maleic hydrazide influence provide the activation of the synthesis of necessary chemical components by increased cell division differentiation and morphogenesis.

Under the influence of growth inhibited concentration of maleic hydrazide acid the retarding in both DNA and RNA synthesis were observed. Ratio of labile fraction to the total DNA and to the stable fraction of DNA decreased, which, leads to a suppression of the cell division, which ends up to the inhibition of plant growth.

Stress resistance. Intra- and interspecific assessment of drought and salt resistance of cotton accessions belonging to *G. hirsutum* L. and *G. barbadense* L. species and identification of the stress resistant genotypes with the economically important traits were carried out for the first time. The physiological response (based on seed germination rate and stress-depression degree of chlorophyll content) to drought and salt stress allowed

us to allocate 17 drought and 32 salt resistant genotypes, and 18 drought and 25 salt resistant genotypes among 197 and 70 studied accessions of *G. hirsutum* L. and *G. barbadense* L. species, respectively.

Analysis of the percentage ratio for drought and salinity resistances in variety accessions of cotton revealed that *G. barbadense* L. species had a higher resistance against to the climate changing and acclimatization in new unusual conditions comparing with *G. hirsutum* L.

Evaluation of 48 accessions of *G. barbadense* L. allowed us to distinguish 20 genotypes possessing high abiotic stress tolerance with economically valuable yield traits. The study of correlation between drought resistance and major economically valuable traits in *G. barbadense* L. accessions, using of SPSS 16.0 led to the conclusion of a positive correlation between the drought resistance and flowering, seedlings and vegetation period, as well as a significant positive correlation between drought resistance and vegetation period, between flowering and vegetation period, number of cotton bolls and mass of raw cotton, and the mass of raw cotton and weight of boxes.

Activation of the synthesis of RNA, total DNA, as well as labile and residual fraction of DNA, while reducing of the stabile DNA fraction synthesis in resistant cotton genotypes were observed under abiotic stress factors of environment. Contrary, there was not any changes on the synthesis of the RNA, total DNA, labile and residual fractions of DNA in susceptible genotypes, whereas increasing of the stabile fraction of DNA was observed.

Heterosis, growth stimulation and stress resistance belong to the category of phenomena relating to the genetic regulation mechanisms of traits. All three phenomena are characterized by increased synthesis of RNA, ratio of the labile and stable fractions of DNA, and euchromatin portion of DNA, which leads to the intensification of the synthetic processes enhancing morphogenesis.

Əlyazması hüququnda

AFƏT DADAŞ-ŞARAPLI qızı MƏMMƏDOVA

**BİTKİLƏRDƏ HETEROZİS EFFEKTİNİN VƏ STRES
AMİLLƏRƏ DAVAMLILIĞIN FİZİOLOJİ-GENETİK
XÜSUSİYYƏTLƏRİ**

2409.01 – «Genetika»

Biologiya elmləri üzrə elmlər doktoru elmi dərəcəsi
almaq üçün təqdim olunmuş dissertasiyanın

A V T O R E F E R A T I

BAKI-2017