

УДК 575.163:575.167:595.773.4

Тоцький В. М., д-р біол. наук, проф., зав. каф.

Одеський державний університет, кафедра генетики та молекулярної біології,
вул. Дворянська, 2, Одеса, 65026, Україна

ГЕНЕТИЧНО-БІОХІМІЧНІ МЕХАНІЗМИ АДАПТАЦІЇ ПРИРОДНИХ І ШТУЧНО СТВОРЕНИХ ГЕНОТИПІВ

Наведено огляд основних результатів наукових досліджень кафедри генетики та молекулярної біології за останні роки. Основний напрямок цих досліджень — з'ясування генетичних механізмів онтогенетичної та філогенетичної адаптації. Запропонована нова концепція генетичної адаптації і адаптивного гетерозису, суть якої полягає в наступному. За адаптації популяції *D. melanogaster* із серії множинних алелів локусів *Adh*, естерази-6, супероксиддисмутази та інших з кожним поколінням добираються селективно найбільш цінні варіанти. Внаслідок цього у особин популяції формуються досить специфічні щодо селективних чинників сукупності коадаптованих алелів — адаптаційні комплекси генів (АКГ). Не виключено, що до складу цих комплексів входять також гени-модифікатори. Про це свідчить істотна модифікація властивостей досліджуваних алозимів і показників пристосованості за зміни умов існування організмів, а також за штучних втручань у будову їх генотипів (заміщення хромосом, міжвидових та насичуючих схрещувань, трансгенозу). Зроблено припущення, що згадані АКГ мають пряме відношення до адаптації та адаптивного гетерозису.

Ключові слова: множинний алелізм, пристосованість, заміщення хромосом, трансгеноз, ізоформи ферментів.

Сьогодні немає сумнівів у тому, що такі ознаки, як виживання за екстремальних умов, тривалість життя, плодючість, наявність явища гетерозису та інші складові пристосованості визначаються генетично [1, 11, 33].

Як відомо, в популяції існують структурні різновидності одного і того ж гена — явище, відоме як множинний алелізм [10, 34]. Наявність у особин популяції різних алелів одного гена є найголовнішою причиною генетичної гетерогенності природних популяцій і, отже, генетичним потенціалом їх адаптивної здатності. Наявність тих чи інших алелів або послідовностей у різних локусах хромосом [11, 19, 29], особливості взаємодії алельних і неалельних генів [10, 34] визначають відносну пристосованість особин і параметри її складових — таких, як плодючість, життєздатність, швидкість розвитку, стійкість до екологічних чинників і т. ін.

Слід зазначити, що в зв'язку з бурхливим розвитком генетичної інженерії та широким практичним застосуванням трансгенних та інших штучно створених генотипів виникає нагальна потреба у вивченні особливостей адаптації таких генотипів до навколишніх умов, їх продуктивної здатності та екологічної безпечності. Зрозуміло, що будь-які генноінженерні перетворення, включаючи заміщення хромосом з метою отримання нового вихідного матеріалу для селекції, призводять до істотних змін генного балансу, а, отже, і до певних особливостей адаптивної здатності синтезованих генотипів. На сьогодні вплив структурно змінених

генів та хромосом на загальний генний баланс, а, отже, і на відносну пристосованість генотипів, залишається мало з'ясованим.

Виходячи з цих міркувань, нами на 1997—1999 роки була запропонована між-вузівська науково-технічна програма, спрямована на з'ясування генетичних механізмів адаптації рослин та тварин. Ця програма була прийнята до фінансування Міністерством освіти України і в її виконанні прийняли участь вчені вузів багатьох міст республіки. В межах цієї програми генетики Одеського державного університету з'ясовували декілька наукових питань, які об'єднуються у три основні проблеми:

1. Вивчення ролі окремих алельних генів у визначенні адаптивної здатності і продуктивності тварин та рослин;

2. З'ясування ступеня залежності експресивності алельних генів від тих чи інших перебудов генотипів;

3. Отримання шляхом добору на рівні клітинних клонів і рослин-регенерантів високоадаптованих форм сільськогосподарських рослин, що можуть слугувати вихідним матеріалом для подальшої селекції. Щодо конкретних результатів зазначених досліджень, то коротко їх можна звести до наступного.

Адаптивне значення алельних генів певного локусу оцінювали, досліджуючи структурно-функціональний стан відповідної ген-ензимної системи у особин популяції за різних умов їх існування. З'ясувалось, що стан окремих ген-ензимних систем у особин *D. melanogaster* змінюється залежно від стадії їх розвитку [2, 8, 24, 29], особливостей генотипу [19, 30, 31] та впливу на популяцію екологічних чинників [28, 32, 36—38]. Доведено, що із серії множинних алелів у відповідь на негативний вплив середовища в популяції добирається та структурна різновидність гена, яка за даних умов має селекційну перевагу [28, 32, 36—38]. Можна вважати, що в кожному локусі хромосом за певних умов існування генотипу переважно мусять знаходитись лише певні алелі генів, здатні за даних умов оптимально взаємодіяти і підтримувати генний баланс. Таким чином, під тиском екологічних факторів у генотипах особин популяції через декілька поколінь формуються певні сукупності коадаптованих алелів, які ми назвали [25, 29] адаптаційними комплексами генів (АКГ). Ці комплекси визначають стійкість особин до того чи іншого чинника середовища, ефективність гетерозису у гібридів і т. п. Слід зазначити, що добір алельних генів у популяції за певних умов є досить специфічним [32] і, знаючи цю специфіку, можна прогнозувати структуру найбільш адаптованих генотипів за конкретних екологічних ситуацій та за умов штучного добору.

Наведена теоретична концепція досить добре узгоджується з експериментальними даними, які ми отримали на дрозофілі, вивчаючи особливості ген-ензимних систем естерази-6 [ЕСТ-6], алкогольдегідрогенази (АДГ), супероксиддисмутази (СОД), пептидгідролаз та інших ферментів в умовах гіпертермії, голодування та змін хімічного складу поживного середовища [22, 25, 28, 32, 36—38].

Алельний склад досліджуваних генних локусів визначали за електрофоретичною рухливістю ізоформ відповідних ферментів, їх активністю та відношенням до високої температури [28, 29, 37, 38].

Встановлено [28], що генотипи більшості ліній досліджуваних мух містять S-алель Est-6, однак серед мух лінії b виявлено самок, гетерозиготних по F- і S-алелях. S-форма ЕСТ-6 відрізняється від F-форми цього ферменту не тільки мен-

шою електрофоретичною рухливістю, але й більш високою терморезистентністю. Системою спрямованих схрещувань і доборів отримано ізогенні по хромосомах 1, 2, 3 сублінії мух b^S і b^F , гомозиготні відповідно по алелях *Est-6^S* і *Est-6^F*. Особи сублінії b^S виявились більш теплостійкими і майже в два рази більш плодючими, ніж особи b^F . Ці селективні переваги сублінії b^S зберігались за постійного (протягом 20—45 поколінь) впливу на мух пермісивної (29 °C) гіпертермії.

В експериментальній популяції мух, що містила у вихідному стані алелі *Est-6^S* і *Est-6^F* у співвідношенні 1:1, в умовах постійної гіпертермії (29 °C) відбувався зсув частот генотипів і частот алелів на користь алеля *S*. Таким чином, зазначений *S*-алель гена *Est-6* можна розглядати як складову адаптаційних комплексів генів, що формуються у особин популяції в умовах гіпертермії [28].

До подібного висновку приводять також результати досліджень по вивченню адаптивного значення ген-ензимної системи алкогольдегідрогенази (АДГ). Дослідження спектра АДГ у мутантних ліній дрозофіли показало, що алозим АДГ-*F* має більшу електрофоретичну рухливість, є більш активним, але менш стійким до дії високої температури, ніж алозим АДГ-*S* [6, 14—18]. З'ясувалось [36—38], що *F*-алель гена *Adh* накопичується в експериментальних популяціях мух за високого вмісту етилового спирту в кормі; *S*-алель за цих умов майже повністю елімінується через 20 поколінь. В протилежність цьому за інших умов (селекція на затримку старіння та селекція на терморезистентність) у популяції майже до нуля зменшується частота алеля *F* і зростає частота *S*-алеля переважно за рахунок *S*-гомозигот [37]. Таким чином, є підстави вважати, що вибір за добору конкретного алеля із серії множинних алелей визначається селективним фактором середовища [29, 32, 37].

Разом з тим структурні особливості генотипів мають надзвичайно важливе значення як для добору певних алельних генів, так і для експресії їх в умовах адаптації організмів і популяцій [30]. Зміна структури генотипу за рахунок генноінженерних перетворень, заміщення хромосом або насичуючих схрещувань може істотно впливати на показники пристосованості і функціональні властивості ген-ензимних систем навіть за умови сталого алельного контролю згаданих систем. Саме про це свідчать досліді по вивченню пристосованості і функціонального стану ген-ензимних систем за заміщення хромосом та інших змін генотипу у *D. melanogaster* [30, 31]. Встановлено, що певні варіанти реципрокного обміну хромосомами між мухами з високою і низькою адаптивною здатністю, а також довготривалі бекроси з одночасним добором по маркерному алельному гену призводять до істотних змін пристосованості особин і властивостей *F*- або *S*-алозимів ферментів, наприклад АДГ.

Є підстави вважати, що в процесі філогенетичної адаптації в генотипах накопичуються не тільки певні алельні гени функціонуючих білків, але й певні гени, що обумовлюють посттрансляційну модифікацію зазначених генних продуктів. Саме до такого висновку приводять досліді з реципрокним заміщенням хромосом та здійсненням інших змін генотипів [16, 18, 30, 31] у особин ліній *C-S* і *vg*, які відрізняються алельним контролем АДГ і типами алозимів у тканинах. Встановлено, що мухам *C-S* властива *S*-форма ферменту, а мухи *vg* утримують *F*-алозим [32, 37]. Реципрокні заміщення хромосом 1, 2 і 3 у мух *C-S* і *vg* призводять до змін активності і термостабільності АДГ. Так, синтезований генотип *vg* (2 *C-S*), що містить другу хромосому мух *C-S* і, отже, *S* — алель *Adh*, а всі інші хромосоми — мутанта

vg, за показниками активності і термостабільності АДГ займає проміжне положення між мухами C-S і vg [16, 18]. Зазначене стосується і форми C-S (2 vg), яка утримує алель Adh^F і маркерну мутацію vg. Таким чином, властивості АДГ у досліджуваних мух залежать не тільки від алельного контролю цього ферменту, але й від генотипового середовища, в яке попадають гени Adh^S і Adh^F . З'ясувалось [16, 31], що в умовах пермісивної гіпертермії можлива модифікація властивостей F-алозиму у мух vg, внаслідок чого цей F-алозим за своїми характеристиками уподібнюється S-алозиму (зменшується активність і збільшується теплостійкість білка). Є підстави вважати, що генотип C-S за заміщення хромосоми 2 модифікує властивості продукту чужинного гена Adh^F по типу S-алозиму. В протилежність цьому, генотип мух vg за тих же умов сприяє модифікації продукту чужинного гена Adh^S по типу F-алозиму, тобто підвищує активність ферменту і зменшує його теплостійкість. Можна вважати, що модифікації властивостей АДГ залежать в першу чергу від генів хромосом 2 і 3, бо реципрокні заміни саме цих хромосом супроводжуються найбільш виразними змінами властивостей АДГ [16, 18, 31].

Результати дослідів з проведенням насичуючих схрещувань дають підстави вважати, що мутанти sp (гомозиготи $Adh^S Adh^S$) і vg (гомозиготи $Adh^F Adh^F$) мають різні за механізмами системи модифікації АДГ. За ідентичних умов існування генотипи, гомозиготні по алельним генам Adh^S або Adh^F , здатні модифікувати властивості АДГ у різних напрямках [16, 31].

Таким чином, результати представлених досліджень свідчать про те, що адаптація особин популяції до умов середовища здійснюється не тільки шляхом добору відповідних алелів структурних генів, але й шляхом модифікації наявних у генотипів алозимів.

Специфічну роль окремих алельних генів в адаптації сільськогосподарських рослин до певних кліматичних умов вдалося підтвердити, вивчаючи клінальні особливості розповсюдження алельних генів деяких ферментів у рослин картоплі, ярого і озимого ячменю. Саме у цьому напрямку було досліджено 190 сортів ярого і 92 сорти і форми озимого ячменю, включаючи ряд місцевих сортів [26]. Експерименти показали, що сорти, районовані в різних кліматичних зонах, значно відрізняються кількістю і електрофоретичною рухливістю множинних молекулярних форм пероксидази та інших ферментів. З'ясовано, що існує кореляція наявності певних множинних молекулярних форм ферментів у рослин з екологічними умовами зон їх районування, такими як температура, кількість опадів та ін. Так, наприклад, за двома електрофоретичними формами пероксидази (В і J) сорти ярого ячменю, районовані у східних і західних регіонах території СНД, значно відрізняються. Частота молекулярної форми J у східних районах майже в три рази перевищує цей показник для ячменів західних провінцій. Форма С переважно виявляється в сортах, які районовані в зонах з низькою або проміжною середньорічною температурою. Форма J властива всім сортам, які вирощуються в зонах з високою температурою, С в 3—4 рази частіше зустрічається у сортів, які районовані в зонах з кількістю опадів 350 мм за рік і більше, в той час як форма F в провінціях з надмірною вологістю не виявлена.

У всіх досліджених сортів, районованих в межах України, відсутня форма пероксидази J, у сортів східної України відсутні також форми E, C, F, L, в той час як в південноукраїнській зоні форма L виявляється за повної відсутності форми H.

Шляхом комп'ютерного аналізу за спеціальною програмою встановлено, що більшість досліджуваних форм пероксидази кодуються генами різних локусів; виявлено групу зчеплення, до якої входять локуси K, L, M, J. Відстань між крайніми зчепленими генами (PerJ і PerK) становить 8,8 сМ. Найбільш близькі у хромосомі локуси K і L, рекомбінація між ними складає лише 1,5%. Цілком можливо, що саме ці локуси входять у блок коадаптованих генів, сумісна експресія яких визначає адаптивний потенціал рослини за певних умов.

В дослідах на культурах клітин та ізольованих протопластах картоплі, еспарцету і ячменю нами з'ясовано [4, 5, 12, 13, 21, 23], що дедиференціація і диференціація клітин, так само як і регенерація рослин із калусних культур, в значній мірі визначається особливостями генотипів досліджуваних рослин-донорів. При цьому важливе значення має алельний склад локусів супероксиддисмутази, пероксидази, інших ферментів [12, 21]. Тому спектри множинних молекулярних форм цих ферментів можна використовувати як прогностичні показники ефективності диференціації клітин і регенерації вегетативних органів рослин *in vitro* [13, 21]. Ці ж показники певною мірою можуть бути використані для прогнозу адаптивних здатностей сортів і гібридів, в тому числі гетерозисних форм.

В культурах клітин *in vitro* виявлено соматональні відмінності спектрів множинних молекулярних форм (ММФ) досліджуваних ферментів, що супроводжувались певними змінами морфології та фізіології культивованих клітин і рослин-регенерантів. Добір перспективних соматональних варіантів на рівні клітинних популяцій з наступною регенерацією рослин дав можливість отримати перспективні для селекції форми ярого ячменю [5, 23] та еспарцету [12]. Для здійснення селекції в необхідному напрямі був дуже корисним постійний контроль за алельним складом локусів досліджуваних ферментів та визначення їх функціональної активності.

Отже, є підстави вважати, що міжлінійні і популяційні відмінності адаптивних реакцій на конкретні несприятливі впливи середовища значною мірою пов'язані з множинним алелізмом певних структурних генів, які мають те чи інше відношення до механізмів стійкості. Представлені нами дані однозначно свідчать, що у *D. melanogaster* за умов адаптації популяцій до етилового спирту, гіпертермії та інших екологічних чинників важливу роль грає алельний контроль АДГ, естерази-6, супероксиддисмутази та інших ферментів, а адаптивні можливості сільськогосподарських рослин залежать від наявності у сорту певних алелів супероксиддисмутази, пероксидази тощо. Один і той же алель гена може мати різну адаптивну цінність залежно від наявності в геномі тих або інших генів-модифікаторів. Кількість і якість останніх істотно змінюється від одного генотипу до іншого, що дуже впливає на активність продукту одного і того ж алельного гена у різних особин [11]. Саме цим можна пояснити виявлену нами різницю в активності β-естерази у імагінальних форм самців *D. melanogaster* ліній N і e, з одного боку, і ліній gl і gl e — з другого, оскільки алельним контролем єдиної електрофоретично виявленої у імаго β-естерази ці лінії не відрізняються [28]. Можливо, з цієї ж причини за стандартних умов утримання мух у лінії vg (гомозиготи AdhF AdhF) активність АДГ така ж невисока, як і у ліній sp і u, яким властивий алель Adh-S.

Все зазначене свідчить про те, що серії множинних алелів у популяціях є невичерпним джерелом генотипової мінливості і саме вони забезпечують особливості як онтогенетичної, так і філогенетичної адаптації. Першим кроком до зміни рівня

адаптивних потенцій особин популяції можна вважати поєднання коадаптованих і некоадаптованих алелей різних локусів у генотипах гібридів. При цьому серед спільних для всіх об'єктів епігенетичних механізмів регуляції транскрипції і трансляції в реалізації потенційних адаптивних можливостей особливо зростає роль міжгенних взаємодій, які призводять до модифікації генних продуктів. Сам факт можливості таких модифікацій відзначався багатьма дослідниками [1, 3, 6, 11, 14, 15, 40]. В досліді на дрозофілі з заміщенням хромосом та за проведення насичуючих схрещувань нами доведена можливість спрямованої модифікації продуктів чужинних генів залежно від генотипового середовища та визначального впливу екологічних чинників на цей процес [16, 37].

Найголовнішим у становленні генетичних механізмів філогенетичної адаптації слід вважати добір у популяції алельних генів з високою адаптивною цінністю [28, 29, 32, 36—38]. В умовах постійно діючого екологічного чинника у особин популяції формуються максимально пристосовані генотипи, які утримують найбільш вдалі сукупності певних структурних генів і модифікаторів їх експресії (вже згадані АКГ). Подібні комплекси генів, на відміну від еволюційно сформованих блоків коадаптованих генів [11], можуть розщеплюватись у наступних поколіннях. Однак за постійного тиску на популяцію певного несприятливого чинника середовища відповідні АКГ у популяції можуть не тільки зберігатися, але й вдосконалюватись з кожним поколінням. Виникнення зазначених АКГ за впливу на популяцію несприятливих умов середовища можна розглядати як певний крок у формуванні блоків коадаптованих генів [29].

У відповідності з цією концепцією адаптивний гетерозис можна розглядати як функціональний прояв найбільш ефективних АКГ [25], що узгоджується з теорією компенсаційних комплексів генів [20] та з іншими точками зору на гетерозис [39].

Теоретично можна очікувати, що штучне поєднання у генотипі алельних та неалельних генів різного походження може істотно впливати на структуру та функцію АКГ і, отже, на адаптивний потенціал таких генотипів. Зазначена думка експериментально підтвердилась у досліді по реципрокному заміщенню хромосом у ліній *D. melanogaster*, які істотно відрізнялись показниками пристосованості — плодючістю, тривалістю життєвого циклу, стійкістю до гіпертермії та інших несприятливих умов [16, 18, 30, 31]. Мухами, що мали високий адаптивний потенціал, у досліді слугували мухи дикого типу лінії C-S та мутанти сп. З'ясувалось, що мухам цих ліній властива висока плодючість, значний відсоток виживання дорослих особин за умов жорсткої гіпертермії (41 °C 15 хв.) та ін. Дослідження фізико-хімічних властивостей АДГ у мух зазначених ліній показало S-алозиму належність ферменту. В протилежність цьому мутанти vg були менш плодючими, більш чутливими до високої температури і за стандартних умов утримання мали менші строки життя. Властивий цим мухам F-алозим АДГ є термо-чутливим і більш активним, ніж S-алозим ферменту, чим певною мірою можна пояснити неоднаковий адаптивний потенціал досліджуваних мух [32].

Дослідами встановлено, що теплостійкість мух C-S за умов заміщення їх хромосом відповідними хромосомами мух лінії vg істотно зменшується [16]. Це зменшення особливо виразне за переносу в генотип C-S другої хромосоми мутанта, яка містить мутацію vg і ген Adh^F. Можна вважати, що маркерна мутація є основною причиною високої чутливості мух vg, а також синтезованого генотипу C-S

(2 vg) до гіпертермії. Слід, однак, зазначити, що заміщення хромосом 1 і 3 на відповідні хромосоми мутанта vg також призводить до зменшення стійкості мух C-S до підвищеної температури. Оскільки мутацій в цих хромосомах не виявлено, то можна вважати, що висока чутливість експериментальних генотипів C-S (1 vg) і C-S (3 vg) до гіпертермії пояснюється наявністю в перенесених хромосомах невластивих для лінії C-S алельних генів і відповідним порушенням генного балансу. Справедливість цього припущення підтверджують спостереження на генотипах, створених шляхом заміщення хромосом мух vg на хромосоми мух C-S, а також реципрокні заміщення хромосом у мух C-S і sp. В усіх цих випадках синтезовані генотипи за показниками пристосованості поступаються мухам дикого типу C-S, а деколи і вихідним мутантам. Спостерігається не тільки менша терморезистентність синтезованих генотипів, але й менша їх плодючість, більш короткий життєвий цикл тощо. На підставі наведених даних можна зробити висновок, що хромосомні заміщення (навіть в межах споріднених ліній одного виду) призводять до істотних змін показників адаптивної здатності особин.

Значні відхилення у пристосованості генотипів можуть спостерігатись у випадках міжвидових схрещувань, заміщень гомеологічних хромосом або їх фрагментів. У гібридів октоплоїдних трітікале з гексаплоїдними досліджували особливості мейозу від стадії метафази I до зрілих тетрад [17]. В реципрокних схрещуваннях використовували гексаплоїдні трітікале з комплектом набором хромосом і з R/D заміщеннями. В цих дослідках спостерігали зміни бівалентної кон'югації хромосом як в бік її збільшення, так і зменшення в порівнянні з теоретично очікуваною. Наявність R/D заміщень у гібридів збільшує вірогідність прояву різних порушень мейозу, в тому числі частоти автосиндезу, аlosиндезу, гомеологічної кон'югації, елімінації унівалентів тощо. Таким чином, спостереження на автоплоїдних та алоплоїдних об'єктах з заміщеними хромосомами свідчать про те, що поєднання в генотипі генетичної інформації різних джерел може істотно впливати на показники пристосованості штучно створених генотипів.

В літературі є дані про те, що інтегровані в рослину ДНК гени T-фрагмента *A. tumefaciens* виявляють помітний вплив на функціонування геному трансгенної рослини [7]. В результаті сумісної роботи з Інститутом фізіології рослин і генетики АН України на основі асептичних рослин картоплі сортів Зарево, Дойна, Спринтер, Світлячок, Ягідка та інших з допомогою плазмиди pGV 941 отримано трансгенні рослини, що виявляють стійкість до гербіциду гліфосату і антибіотика канаміцину. З'ясувалось, що інтеграція плазмиди pGV 941 в геном картоплі веде до зменшення кількості в клітинах картоплі триптофану — амінокислоти, яка грає важливу роль у синтезі ауксинів та інших біологічно активних сполук. Можливо, цим пояснюються деякі інші особливості досліджуваних трансгенних рослин, зокрема їх реакція на культивування *in vitro*: менша ефективність нарощування калусної маси, особливості регенерації рослин, інші строки та кількісні показники утворення мінібульб тощо [27]. Цікаво, що як за калусоутворення, так і за формування мінібульб різні варіанти трансгенних рослин одного сорту проявляють себе неоднаково в аналогічних умовах. Це вказує на те, що експресія кожного гена (не виключаючи і чужинного) значно залежить від наявного генного оточення.

В нормальних і трансгенних калусах виявлено істотні відмінності щодо електрофоретичних спектрів, а також активності і специфічності до різних субстратів

окремих ізоформ пероксидази [22, 27, 35]. Є підстави вважати, що у трансгенних рослин експресія генів пероксидази за калусоутворення і подальшої регенерації рослин істотно відрізняється від контролю. Суттєві відмінності між трансгенними і контрольними рослинами одного сорту виявляються також щодо реагування експлантів на хімічний (особливо гормональний) склад живильного середовища.

На підставі проведених досліджень можна вважати, що будь-які штучні перебудови у генотипі (заміщення хромосом, віддалені та інші схрещування, генноінженерні перетворення) можуть істотно змінювати адаптивні можливості синтезованих генотипів. Основним чинником змін пристосованості організмів за заміщення хромосом є введення в генотип невластивих для нього алельних генів. Це призводить до поганій сумісності хромосом різних каріотипів, низької коадаптованості генів різного походження, тобто до порушення генного балансу. Дуже вірогідно, що цей механізм грає особливо важливу роль у випадку трансгенних організмів. Зазначені закономірності слід враховувати при створенні нових форм шляхом заміщення хромосом, віддаленої гібридизації або генноінженерних перетворень.

Література

1. Айала Ф., Кайгер Дж. Современная генетика. — М.: Мир, 1988. — Т. 3. — С. 137—138.
2. Андриевский А. М., Катаненко С. В., Тоцький В. Н. Онтогенетические особенности пептидгидролазной активности экстрактов тканей *Drosophila melanogaster* // Укр. биохим. журнал. — 1982. — Т. 54, № 5. — С. 519—524.
3. Белоконь Е. М., Черник Я. И. Изменения НАД-зависимых дегидрогеназ и аминотрансфераз при старении *Drosophila melanogaster* // Онтогенез. — 1986. — Т. 17, № 3. — С. 278—284.
4. Беломыльцева Е. В., Тоцький В. Н., Игнатова С. А. Получение морфогенного каллуса из зрелых зародышей ячменя // Научно-технический бюллетень ВСГИ. — 1991. — Т. 79, № 2. — С. 39—43.
5. Біломильцева О. В. Генетичні аспекти солестійкості ярого ячменю і особливості відбору стійких до засолення форм *in vitro*: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — Одеса, 1993. — 18 с.
6. Боднар Л. С., Бобак Я. П., Белоконь Е. М. Активность алкогольдегидрогеназы у линий *Drosophila melanogaster* с разной продолжительностью жизни // Онтогенез. — 1989. — Т. 20, № 3. — С. 287—293.
7. Булгаков В. П., Журавлев Ю. Н. Культуры трансформированных клеток растений как новый источник получения продуктов вторичного метаболизма // Усп. соврем. биологии. — 1992. — Т. 112. — № 3. — С. 342—349.
8. Везенко О. В., Дьяченко Л. Ф., Топтиков В. А., Тоцький В. Н. Возрастные особенности электрофоретических спектров пероксидаз растения картофеля // III Международный симпозиум "Биологические механизмы старения". Тезисы докладов. — Харьков, 1998. — С. 112.
9. Гандірук Н. Г., Тоцький В. М. Експресія генів СОД в онтогенезі дрозофіли // Вісник Одеського університету. — 1999. — Т. 4, № 3. — С. 31—35.
10. Дубинин Н. П. Общая генетика. — М.: Наука. — 1986. — С. 85—96.
11. Жученко А. А. Экологическая генетика культурных растений (адаптация, рекомбиногенез, агробиоценоз). — Кишинев: Штиинца, 1980. — С. 82—84.
12. Задерей Н. С. Культивування тканини і індуція морфогенезу *in vitro* у еспарцету (*Onobrychis Sp.*): Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 1997. — 20 с.
13. Задерей Н. С., Игнатова С. А., Тоцький В. Н. Множественные молекулярные формы пероксидазы и морфогенетические процессы у эспарцета при культивировании эксплантов // Цитология и генетика. — 1996. — Т. 30, № 2. — С. 46—52.
14. Касинская С. И., Михайлова М. Я., Савченко В. К. Изменение генетической структуры экспериментальных популяций дрозофилы по электрофоретическим локусам под влиянием экологических условий // Генетика. — 1992. — Т. 28, № 10. — С. 58—66.
15. Корочкин Л. И. Генетика изоферментов и проблемы адаптации // Экологическая генетика и эволюция / Под ред. А. А. Жученко. — Кишинёв: Штиинца, 1987. — С. 136—145.

16. Левчук Л. В., Тоцький В. М. Заміщення хромосом і пристосованість генотипів *Drosophila melanogaster* // Цитология и генетика. — 1998. — Т. 32, № 2. — С. 42—48.
17. Максимов Н. Г., Шарма П. М., Тоцький В. Н., Максимова В. И. Цитогенетическая и хозяйственно-биологическая характеристика гибридов октоплоидных тритикале с гексаплоидными // Цитология и генетика. — 1998. — Т. 32, № 6. — С. 78—86.
18. Моргул С. В., Левчук Л. В. Пристосованість *D. melanogaster* за штучних змін генотипів // Вісник Одеського державного університету. — 1999. — Т. 3, № 4. — С. 36—40.
19. Сиволоп Ю. М., Куцевич Л. И., Паламарчук А. И., Тоцький В. Н. Молекулярно-генетический полиморфизм озимой твёрдой пшеницы, определяемый ПЦР с произвольными праймерами // Докл. Рос. акад. сельскохоз. наук. — 1997. — № 1. — С. 6—8.
20. Струнников В. А. Возникновение компенсационного комплекса генов — одна из причин гетерозиса // Журн. общей биологии. — 1974. — Т. 35, № 5. — С. 666—667.
21. Топтиков В. А., Дьяченко Л. Ф., Полодиенко О. Б., Везенко О. В. Изменение спектра множественных молекулярных форм некоторых окислительных ферментов при старении каллусных тканей картофеля // Биол. механ. старения. III Междунар. симпозиум. — 19—21 мая 1998 г. — Харьков, 1998. — С. 113.
22. Топтиков В. А., Дьяченко Л. Ф., Тоцький В. Н. Влияние некоторых соединений на электрофоретические спектры множественных молекулярных форм пероксидазы // Укр. биохим. журн. — 1997. — Т. 69, № 1. — С. 41—48.
23. Тоцький В. Н., Беломыльцева Е. В. Получение солеустойчивых клеточных линий ячменя // Методы биотехнологии в селекции сельскохозяйственных растений. Сборник научных трудов СГИ. — Одесса. — 1992. — С. 59—62.
24. Тоцький В. Н., Гандирук Н. Г., Есеркепова Е. В. Возрастные изменения активности и электрофоретических спектров супероксиддисмутаза и эстеразы у дрозофилы // V Всесоюз. съезд геронтологов и гериатров. Тез. и реф. докладов. — Часть 2. — К. — 1988. — С. 647—648.
25. Тоцький В. Н., Гандирук Н. Г., Есеркепова Е. В., Пуяткина В. И. Комплекс генов адаптации и адаптивный гетерозис // Экологическая генетика растений, животных, человека. Тез. докл. конф. — Кишинёв, 1991. — С. 194—195.
26. Тоцький В. Н., Дьяченко Л. Ф., Топтиков В. А. и др. Роль алельных генов в адаптации растений ячменя. — Заключит. отчёт о научно-исследоват. работе. — Одесса, ОГУ — 1995. — 35 с.
27. Тоцький В. Н., Дьяченко Л. Ф., Топтиков В. А., Мирось С. Л. Некоторые особенности фенотипа трансгенных растений *Solanum tuberosum* L. // Цитология и генетика. — 2000 (в печати).
28. Тоцький В. Н., Есеркепова Е. В., Джоан З. У. Ген-энзимная система эстеразы-6 и устойчивость дрозофилы к повышенной температуре // Генетика. — 1994. — Т. 30, № 3. — С. 342—348.
29. Тоцький В. Н., Хаустова Н. Д., Андриевский А. М., Гандирук Н. Г., Белова Г. И., Есеркепова Е. В. Экспрессивность ген-энзимных систем и показатели жизнеспособности в онтогенезе инбредных линий и гибридов дрозофилы // Генетика. — 1990. — Т. 26, № 2. — С. 1791—1799.
30. Тоцький В. Н., Хаустова Н. Д., Левчук Л. В., Моргул С. В. Генотипические основы низкой жизнеспособности мутантов *vestigial Drosophila melanogaster* // Генетика. — 1998. — Т. 34, № 9. — С. 1233—1238.
31. Тоцький В. Н., Хаустова Н. Д., Моргул С. В., Левчук Л. В. Ген-энзимная система алкогольдегидрогеназы при замещении хромосом и других изменениях генотипа у *Drosophila melanogaster* // Укр. биохим. журн. — 1998. — Т. 70, № 5. — С. 42—51.
32. Тоцький В. Н., Хаустова Н. Д., Стрельцова Н. А. Полиморфизм алкогольдегидрогеназы и генотипическая адаптация к действию селективных факторов // Цитология и генетика. — 1995. — Т. 29, № 6. — С. 54—59.
33. Тоцький В. М. Генетика. — Одеса: Астропринт, 1998. — Т. 1. — С. 11—13, 206—216.
34. Тоцький В. М. Генетика. — Одеса: Астропринт, 1998. — Т. 2. — С. 120.
35. Тоцький В. М., Дьяченко Л. Ф., Топтиков В. А., Полодиенко О. Б. Деякі фізіологічні і біохімічні особливості трансгенних рослин картоплі // Вісник Одеського державного університету. — Одеса. — 1999. — Т. 4, № 3. — С. 46—50.
36. Тоцький В. М., Хаустова Н. Д. Ген-ензимна система алкогольдегідрогенази у дрозофіли в умовах адаптації до гіпертермії та етанолу // Молекулярна генетика і біофізика. Міжвідомчий науковий збірник. — 1992. — Вип. 17. — С. 17.
37. Тоцький В. М., Хаустова Н. Д. Ген-ензимна система алкогольдегідрогенази і адаптивна здатність *Drosophila melanogaster* // Укр. биохим. журн. — 1996. — Т. 68, № 3. — С. 62—68.
38. Хаустова Н. Д., Тоцький В. Н. Алкогольдегідрогеназа і адаптація к етанолу у дрозофіли // Генетика. — 1990. — Т. 26, № 8. — С. 1427—1434.

39. Шахбазов В. Г., Чешко В. Ф., Шерешевская Ц. М. Механизмы гетерозиса: история и современное состояние. — Харьков: Основа, 1990. — 80 с.
40. Chambers Y. K., Wilks A. V., Gibson Y. B. Variation in the biochemical properties of the *Drosophila* alcohol dehydrogenase allozymes // *Biochem. Genet.* — 1984. — V. 22, № 1—2. — P. 153—168.

Тоцкий В. Н.

Одесский государственный университет, кафедра генетики и молекулярной биологии, ул. Дворянская, 2, Одесса, 65026, Украина

ГЕНЕТИКО-БИОХИМИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИИ ПРИРОДНЫХ И ИСКУССТВЕННО СОЗДАНЫХ ГЕНОТИПОВ

Резюме

Приведен обзор основных результатов научных исследований кафедры генетики и молекулярной биологии за последние годы. Основные направления этих исследований — выяснение генетических механизмов онтогенетической и филогенетической адаптации. В статье предложена новая концепция генетической адаптации и адаптивного гетерозиса, сущность которой следующая. При адаптации популяций *D. melanogaster* и других объектов (злаки) из серий множественных алельных генов отбираются наиболее ценные варианты. Вследствие этого у особей популяции формируются довольно специфические относительно селективных агентов совокупности коадаптированных аллелей — адаптивные комплексы генов (КГА). Приведены доказательства, что в состав КГА входят и гены-модификаторы. Об этом свидетельствует модификация свойств исследуемых аллозимов и показателей приспособленности в условиях действия селективных агентов и искусственных изменений структуры геномов (замещение хромосом, межвидовое и насыщающие скрещивания, трансгенез). Предполагается, что указанные АКГ имеют отношение к явлениям адаптации и адаптивного гетерозиса.

Ключевые слова: множественный аллелизм, приспособленность, замещение хромосом, трансгенез, изоформы ферментов.

Totsky V. N.

Odessa State University, Department of Genetics and Molecular Biology, Dvoryankaya St., 2, Odessa, 65026, Ukraine

GENETICAL AND BIOCHEMICAL ADAPTATION MECHANISMS OF NATURAL AND ARTIFICIAL GENOTYPES

Summary

During adaptation of the population of *D. melanogaster* from the series of multiple alleles of *Adh*, esterase — 6, superoxide — dismutase and other loci, only the most valuable variants are selected with each generation. Due to this species of the population receive quite specific as to the selective characteristics combination of coadapted alleles — adaptational complexes of genes. It's possible, that these complexes also include gene-modifiers. This is indicated by the considerable modification of characteristics of the studied allozymes and indices of adaptation due to the changes in existence of the organisms. The similar characteristics were considered as a result of artificial intrusion into the structure their genotypes (substitution of chromosomes, interspecific and satiating hybridization, transgenosis).

Key words: multiple alleles, adaptation, substitution of chromosomes, transgenosis, isoenzyme.