

УДК 631.523:575 + 631.523:576.3

РОЗПОДІЛ ХІАЗМ У МЕЙОЦИТАХ ПОПЕРЕКОВИХ СЕКЦІЙ ПИЛЯКА В ГІБРИДІВ F₁ КАВУНА З РІЗНОЮ ОНТОГЕНЕТИЧНОЮ ПРИСТОСОВАНІСТЮ**П. Монтвід**

*Інститут овочівництва і багданництва НААНУ
н/в Селекційне, Харківський р-н, Харківська обл. 62478, Україна
e-mail: montvid@mail.ru*

Проведено дослідження частоти хіазм у мейоцитах трьох поперекових зон (вільний кінець, або верхівка, середина, основа) пиляка у гібридів F₁ кавуна з різною онтогенетичною пристосованістю. Виявлено, що найбільші значення частоти хіазм спостерігались у мейоцитах верхівки порівняно зі серединою та основою. За проявом даного параметра в материнських клітинах пиляка вільного кінця пиляка низькоприсосовані гібриди істотно перевищували високоприсосовані. Зроблено висновок, що особливості розподілу кросоверних подій вздовж пиляка є наслідком дії еволюційно-відпрацьованого механізму компенсаторного контролю перетворення генотипової мінливості в онтогенезі.

Ключові слова: пуп'янок, секція пиляка, хіазма, бівалент, рекомбінація, гібрид F₁, кавун.

Онтогенетична й філогенетична компоненти є складовими адаптивного потенціалу виду [4]. Згідно з гіпотезою О.О. Жученка «про буферуючу роль високої онтогенетичної пристосованості в процесі вивільнення додаткового спектру генотипової мінливості», у випадку, коли модифікаційна мінливість не забезпечує достатнього рівня адаптації до умов середовища, які швидко змінюються, активізуються генетичні процеси, що призводять до збільшення генетичної різноманітності в наступному поколінні [4]. Наведену гіпотезу підтверджено на дрозофілі й рослинних об'єктах – кукурудзі [4], томаті [16], баклажані [13], кавуні [12]. В цілому низькоадаптивні гібриди характеризуються підвищеною частотою хіазм, зниженою точністю процесів розривів і з'єднання під час кросинговеру й менш ефективною роботою системи репарації порушень мейозу [12].

З іншого боку, варіювання рекомбінаційних параметрів у межах репродуктивної системи рослини й елементів її архітектури (пиляка, зав'язі, генеративних органів різних ярусів вертикальної закладки) призводить до втрати суттєвої частки потенційної та доступної для добору генотипової мінливості [7]. Незважаючи на це, дослідження щодо такого розподілу кросоверних подій обмежені й стосуються лише невеликої кількості видів. Так, при аналізі потомств, одержаних з окремих плодів, виявлена залежність частоти кросинговеру й рівня рекомбінації від ярусу та локалізації плоду в китиці. Зроблено висновок, що в селекційній роботі слід зберігати плоди перших суцвіть і використовувати одержане з них насіння окремо від насіння інших [7].

Генетичні відмінності існують і між насінневими бруньками різних частин зав'язі [1], а також між мейоцитами з різною локалізацією в межах пиляка [6]. Не виключено, що таке явище, встановлене для тюльпана [18], жита [19], культурного [3] та дикорослих [10] видів томата й перцю [11], зумовлене існуванням градієнта рекомбінаційних подій уздовж дослідженої генеративної структури. У томата, тюльпана й перцю [3, 10, 11, 18] частота хіазм на мейоцит приймала найбільші значення в зоні вільного кінця пиляка, а у жита – в районі його основи [19]. Одержані результати добре узгоджувалися

з несинхронністю процесів поділу мейоцитів у пиляку. Так, у томата в клітинах, які раніше вступали в мейоз, спостерігалася більша частота хіазм [3]. Для внутрішньовидових гібридів F_1 баклажана виявлено залежність частоти хіазм, у тому числі інтерстиціальних, та нетипових бівалентів – структур, що можуть впливати на формування нетрадиційних рекомбінантів у наступному поколінні – в зоні верхньої поперекової секції пиляка від ступеня онтогенетичної пристосованості [13].

Таким чином, не виключено, що варіювання рекомбінаційних параметрів у межах пиляка є закономірним і може бути одним із механізмів філогенетичної (генетичної) адаптації.

Метою роботи було дослідження прояву частоти хіазм у мейоцитах трьох поперекових зон пиляка у гібридів F_1 кавуна з різною онтогенетичною пристосованістю.

Дослідження провадили в 2008–2009 рр. Гібриди F_1 кавуна (*Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum. et Nakai., $2n=22$), люб'язно надані селекціонером О. В. Сергієнко, були одержані за загальноприйнятою методикою гібридизації з кастрацією нерозкритих жіночих квіток [2]. За ступенем онтогенетичної пристосованості згідно з методикою [16], модифікованою нами для кавуна [12], щорічно оцінювали по 2 набори з 7 гібридів F_1 (з них 6 одержаних на основі однієї материнської форми й 1 – Обрій F_1 – стандарт, внесений до реєстру сортів і гібридів України). Гетерозиготні рослини вирощували в посудинах Вагнера (об'єм ґрунту 5 л) в умовах зниженого вологозабезпечення (на рівні 45% від повної вологоємності ґрунту) і підвищеної густоти (3×3 см) за схемою бджолиних сот, яка забезпечувала однакове оточення рослин однієї комбінації схрещування іншими гібридами. Кожна посудина містила до 40 рослин, по 5–7 рослин окремої гібридної комбінації. Повторність вегетаційного досліду – шестикратна. При досягненні рослин усіх гібридних комбінацій стадії мейозу визначали ступінь онтогенетичної пристосованості гібридів F_1 на основі оцінки за морфо-статистичними параметрами (висота рослини, маса рослини, кількість листків, кількість пуп'янків). Серед набору з 7 F_1 як високої низькопристосовані ідентифікували гібридні комбінації з найбільшими та найменшими значеннями досліджуваних ознак. Контрольні рослини вирощували в оптимальних умовах скляної теплиці. Пуп'янки на стадії мейозу (розміром 1 мм) фіксували в фіксаторі Кларка (суміш абсолютного етанолу та льодяної оцтової кислоти у співвідношенні 3:1), зберігали в 70% етанолі. Частоту хіазм на мейоцит визначали на тимчасових оцтокармінних препаратах пиляків, які перед фарбуванням витримували протягом 1 год в 4% залізоамонійному галуні, після чого прогрівали під парою й контрастували 45% оцтовою кислотою [5]. Ще кращі результати одержано при попередньому (2–3 доби) витримуванні пиляків у розчині оцтокарміну. Кожен пиляк розділяли під бінокулярним мікроскопом МБС-10 добре загостреними препарувальними голками на три рівні поперекові зони, або секції – верхівку (вільний кінець), середину й основу.

Досліджували 3 рослини кожної гібридної комбінації, 150 мейоцитів для кожної секції. Цифрові дані обробляли методами варіаційної та непараметричної статистик. Достовірність різниці між зонами пиляка визначали за t -критерієм Стьюдента з урахуванням поправки Бонфероні для множинних порівнянь (за сумарною частотою хіазм і частотою інтерстиціальних хіазм у 2008 р.) [14] або критерію Краскела-Волліса (за частотою інтерстиціальних хіазм у 2009 р., коли розподіл варіант істотно відрізнявся від нормального) [14].

За роки досліджень як високопристосовані ідентифіковано гібриди Чорногорець \times Борчанський (2008), Огоньок \times форма 4 ЧС (2008), Гарний \times Орфей (2009 р.), Чорного-

рець × Первачок (2009 р.), Черногорець × Sugar baby (2009 р.), як низькоприсосовані Черногорець × Биховський (2008), Черногорець × Зоряний (2008), Огоньок × №5 F₁ (2008), Гарний × Грибовський (2009 р.), Черногорець × №5 (2009 р.).

Розподіл інтерстиціальних хізм у мейоцитах вздовж пиляка в цілому не відрізнявся певними закономірностями (рис. 1). Так, у гібридів з високою онтогенетичною пристосованістю її максимальні значення виявлено в мейоцитах середини пиляка, окрім варіанта контролю F₁ Гарний × Орфей (див. рис. 1), де відбувалося її зниження від верхівки до основи (див. рис. 1). Аналогічний ефект спостерігали для низькоадаптивного F₁ Гарний × Грибовський (див. рис. 1). У іншого інадаптивного гібрида Черногорець × Зоряний часто інтерстиціальних хізм від зони пиляка не залежала взагалі (див. рис. 1).

Порівняно з іншими секціями пиляка, максимальні значення сумарної частоти хізм виявлено саме в мейоцитах його вільного кінця у всіх досліджених гібридів (рис. 2). Проте у варіанті досліду (виращування рослин в умовах конкуренції та зниженого вологозабезпечення) у низькоприсосованих гетерозигот, на відміну від високоприсосованих, значення даного цитологічного параметра в материнських клітинах пилку верхівки зростають (див. рис. 2). Слід підкреслити, що частота хізм у межах даної секції в інадаптивних гібридів є значно більшою порівняно з високоприсосованими. Такі закономірності в цілому підтверджено і для інших гібридів із різним ступенем онтогенетичної пристосованості – високоприсосованих Огоньок × форма 4 ЧС, Черногорець × Первачок, Черногорець × Sugar baby й низькоприсосованих – Черногорець × Биховський, Огоньок × №5 F₁, Черногорець × №5 F₁.

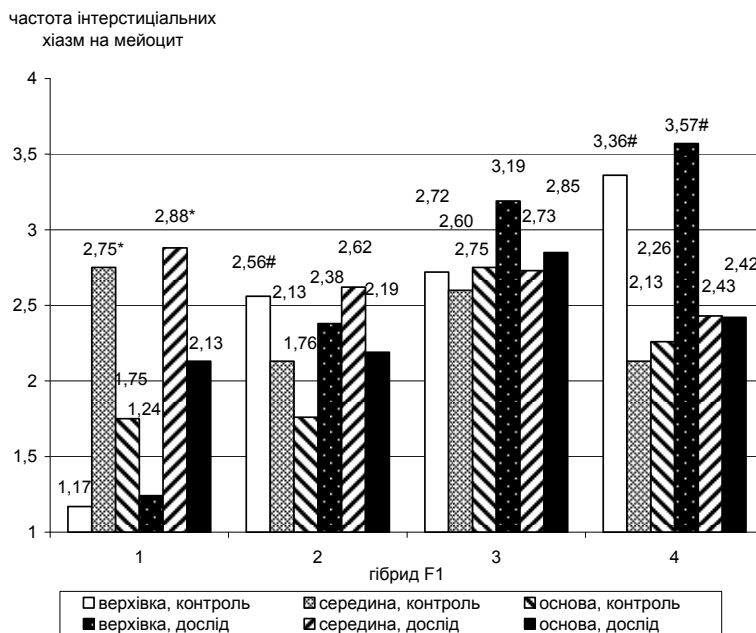


Рис. 1. Розподіл інтерстиціальних хізм у мейоцитах поперекових секцій пиляка у гібридів F₁ кавуна з різною онтогенетичною пристосованістю: 1. * – відмінності між верхівкою й серединою та основою пиляка достовірні при $p < 0,05$; 2. # – відмінності залежать від секції пиляка при $p < 0,05$; 3. Гібриди F₁: 1 – Черногорець × Борчанський (2008 р.), 2 – Гарний × Орфей (2009 р.), онтогенетична пристосованість висока, 3 – Черногорець × Зоряний (2008 р.), 4 – Гарний × Грибовський (2009 р.), онтогенетична пристосованість низька.

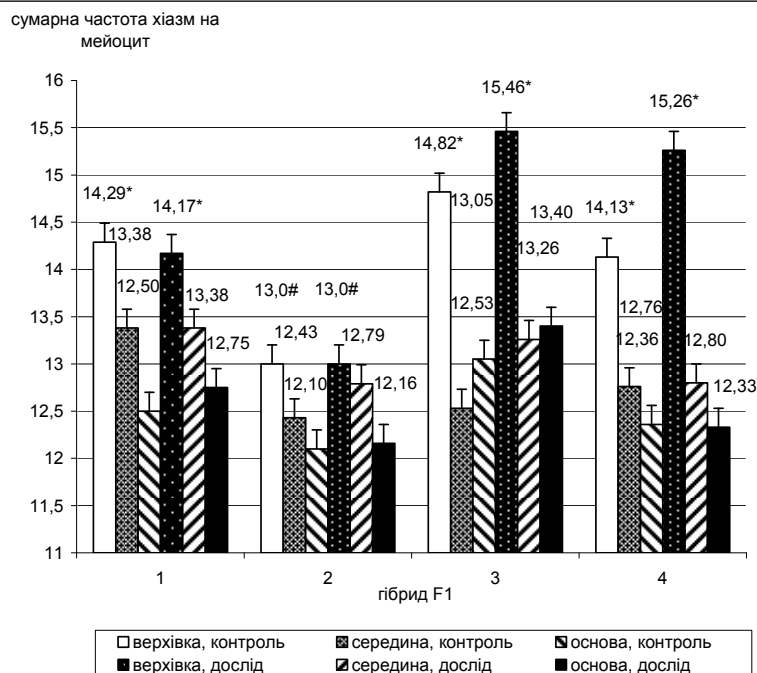


Рис. 2. Розподіл усіх хіазм у мейоцитах поперекових секцій пиляка у гібридів F₁ кавуна з різною онтогенетичною пристосованістю: 1. * – відмінності між верхівкою й серединою та основою пиляка достовірні при $p < 0,05$; 2. # – відмінності між верхівкою та основою пиляка достовірні при $p < 0,05$; 3. Гібриди F₁: 1 – Чорногорець × Борчанський (2008 р.), 2 – Гарний × Орфей (2009 р.), онтогенетична пристосованість висока, 3 – Чорногорець × Зоряний (2008 р.), 4 – Гарний × Грибовський (2009 р.), онтогенетична пристосованість низька.

Вважається, що одним із можливих механізмів формування спрямованих змін частоти рекомбінації в межах репродуктивної системи або її структур є генетично запрограмоване диференційоване надходження асимілятів у генеративні органи [7]. Справді, розташування тичинкової нитки та будова пиляка (особливо його видовжена форма) можуть сприяти виникненню градієнта живильних речовин, що визначає виявлений нами характер розподілу рекомбінаційних подій. Існування таких градієнтів виявлено для інших рослинних об'єктів. Так, у багатьох видів рослин існує нерівномірний розподіл фітогормонів і живильних речовин [8], різна гідравлічна провідність ксилеми [15] та інтенсивність транспірації [9]. У процесі розвитку пиляка, який своєю основою прикріплений до тичинкової нитки, асиміляти надходять спочатку в основу, потім у середину й верхівку [7]. Не виключено, що внаслідок такого їх розподілу концентрація живильних речовин у зоні вільного кінця мінімальна [7]. З іншого боку, під час розвитку даної генеративної структури існує градієнт концентрації води, який модифікується специфічними білками та відіграє певну роль у формуванні зрілого пилку [17].

Відомо, що трофічні та регуляторні чинники впливають на частоту кросинговеру, при цьому відхилення від норми призводить до зростання частоти кросоверних подій [4]. Згідно з результатами наших досліджень, максимальна частота хіазм спостерігалася безпосередньо в секції пиляка, де концентрація таких речовин мінімальна. Це не узгоджується з протилежними результатами, одержаними на житі [19]. Інша наявна в літера-

турних джерелах гіпотеза свідчить про вікову залежність частоти рекомбінації. Справді, найбільша частота хіазм властива клітинам, які вступають у мейоз першими; у пасльонових вони розташовані в зоні вільного кінця, а у жита – в районі основи пиляка [4]. В цілому несинхронний вступ у мейоз клітин пиляка (так званий мейотичний градієнт) виявлений для багатьох рослинних видів [20].

Закономірний розподіл кросоверних подій у межах репродуктивної системи або її структурних елементів слід розглядати також з точки зору існування еволюційно-відпрацьованого механізму, який каналізує вивільнення генотипної мінливості [7, 21]. Кавун є перехреснозапилним видом, таким чином, у процесі генетичної адаптації провідна роль належить вільному комбінуванню генів [4]. Проте істотне зростання частоти хіазм у низькоприсосованих гібридів порівняно з високоприсосованими свідчить про збільшення частоти кросоверних обмінів, що може бути додатковим механізмом такої адаптації. З іншого боку, в несприятливих умовах не виключена загибель значної частки пилку в зоні вільного кінця пиляка, проте пилок, утворений із мейоцитів його основи, може залишатися життєздатним. У результаті може обмежуватися зайве розсіювання потенційної мінливості.

Таким чином виявлений нами спрямований розподіл хіазм уздовж пиляка у гібридів F_1 кавуна з різною онтогенетичною пристосованістю утворюється як наслідок анатомо-фізіологічних особливостей даної генеративної структури й може бути результатом контролю перетворення генотипної мінливості в онтогенезі.

1. *Алпатьев А. В., Юрьева Н. А.* Зависимость расщепления в гибридном потомстве F_2 томата от местоположения семян в плоде // Тр. ВНИИ селекции и семеноводства овощных культур. 1975. С. 9–18.
2. *Боос Г. В., Бадина Г. В., Буренин В. М.* Гетерозис овощных культур. М.: Агропромиздат, 1990. 223 с.
3. *Гавриленко Т. А.* Особенности поведения хромосом при развитии пыльников у томата // Науч.-тех. бюл. ВНИИ Растениеводства. 1985. № 155. С. 53–55.
4. *Жученко А. А., Король А. Б.* Рекомбинация в эволюции и селекции. М.: Наука, 1985. 400 с.
5. *Жученко А. А., Грати В. Г., Андрющенко В. К., Грати М. И.* Индуцирование хромосомных перестроек и локализация генов, контролирующих некоторые хозяйственно-ценные признаки в геноме томатов // Изв. АН Молдавской ССР. Сер. биол. и хим. наук. 1980. № 4. С. 24–30.
6. *Жученко А. А., Лях В. А.* Связь между фертильностью пыльцы межвидовых гибридов F_1 и спектр генотипической изменчивости расщепляющихся популяций томатов // Современные методы и подходы в селекции растений. Кишинев: Штиинца, 1991. С. 217–220.
7. *Жученко А. А.* Архитектура репродуктивной системы томата. Кишинев: Штиинца, 1990. 200 с.
8. *Кузьмина Г. Г.* Баланс эндогенных ИУК и АБК в листьях и репродуктивных органах на поздних стадиях онтогенеза растений // Физиология растений. 1997. Т. 44. № 5. С. 769–774.
9. *Молчанова Т. Г.* Транспирация сосны обыкновенной в разных частях кроны // Лесоведение. 1987. № 4. С. 38–45.
10. *Монтвід П. Ю.* Мінливість частоти хіазм в межах пиляка у напівкультурних різно-

- видів і дикорослих видів томата // Вісн. Харків. аграр. ун-ту. Сер. біол. 2007. Вип. 1. С. 95–101.
11. *Монтвід П. Ю.* Розподіл хіазм в межах пиляка у представників роду *Capsicum* L. // Цитологія і генетика. 2009. № 3. С. 10–14.
 12. *Монтвід П. Ю.* Особливості мейозу у гібридів F₁ кавуна з різною онтогенетичною пристосованістю // Факторы экспериментальной эволюции организмов. К.: Логос, 2009. Т. 6. С. 187–192.
 13. *Монтвід П. Ю., Самовол А. П., Грами М. И.* Изменчивость частоты хиазм в пределах пыльника у гибридов F₁ баклажана с разной онтогенетической приспособленностью // Вісн. проблем біології і медицини. 2002. № 5. С. 22–27.
 14. *Орлов А. И.* Прикладная статистика. М.: Экзамен, 2004. 656 с.
 15. *Селлин А. А.* Гидравлическая архитектура ели европейской // Физиология растений. 1988. Т. 35. № 6. С. 1099–1107.
 16. *Самовол А. П.* Прогноз уровня и спектра генотипической изменчивости в F₂ на основе оценки гетерозигот F₁ по степени онтогенетической приспособленности: Методические указания. Кишинев, 1992. 31 с.
 17. *Bots M., Vergeldt F., Wolters-Arts M.* et al. Aquaporins of the PIP2 Class Are Required for Efficient Anther Dehiscence in Tobacco // Plant Physiol. 2005. Vol. 137. P. 1049–1056.
 18. *Couzin D. A., Fox D. P.* Variation in chiasma frequency during tulip anther development // Chromosoma. 1974. Vol. 46. P. 173–179.
 19. *Jones G. H.* Correlated components of chiasma variation and the control of chiasma distribution in rye // Heredity. 1974. Vol. 32. N 3. P. 375–387.
 20. *Lersten N. R.* Flowering plants embryology. Ames: Blascwell Publishing, 2004. 201 p.
 21. *Masoidea I., Fatemehfada E.* Cytogenetic studies in some species of *Bromus* L., section *Genea* Dum. // J. Genetics. 2005. Vol. 84. N 2. P. 189–193.

CHIASMA DISTRIBUTION IN ANTHER DIAMETRICAL SECTIONS IN F₁ WATERMELON HIBRIDS WITH DIFFERENT ONTOGENETICAL FITNESS

P. Montvid

*Institute of Vegetables and Melons NAASU
p/v Selectsiyne, Kharkiv rg. 62478, Ukraine
e-mail: montvid@mail.ru*

There were conducted investigations of chiasma distribution in the anther diametrical sections (free end or top, middle, base) meiocytes in the F₁ watermelon hybrids with different ontogenetical fitness. It is revealed that maximum indices of chiasma frequency were observed in the anther free end meiocytes in comparison with its middle and base. Low-adapted hybrids characterized of higher investigated parameter indices in the anther free end in comparison with high-adapted. The conclusion is drawn that regularities of recombinative indices distribution is the result of evolutionary worked mechanism existence, guiding the release of genotypic variability in ontogenesis.

Key words: bud, anther section, chiasma, bivalent, recombination, F₁ hybrid, watermelon.

**РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ХИАЗМ В МЕЙОЦИТАХ ПОПЕРЕЧНЫХ СЕКЦИЙ
ПЫЛЬНИКА У ГИБРИДОВ F₁ АРБУЗА С РАЗНОЙ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЙ
ПРИСПОСОБЛЕННОСТЬЮ**

П. Монтвид

*Институт овощеводства и бахчеводства НААНУ
п/о Селекционное, Харьковский р-н, Харьковская обл. 62478, Украина
e-mail: montvid@mail.ru*

Проведены исследования частоты хиазм в мейоцитах трёх поперечных зон (свободный конец, или вершина, середина, основание) пыльника у гибридов F₁ арбуза с разной онтогенетической приспособленностью. Выявлено, что наибольшие значения частоты хиазм наблюдались в мейоцитах вершины по сравнению с серединой и основанием. По величине данного параметра в материнских клетках пыльцы свободного конца пыльника низкоприспособленные гибриды существенно превышали высокоприспособленные. Сделан вывод о том, что особенности распределения кроссоверных событий по длине пыльника являются следствием действия эволюционно-выработанного механизма компенсаторного контроля преобразования генотипической изменчивости в онтогенезе.

Ключевые слова: бутон, секция пыльника, хиазма, бивалент, рекомбинация, гибрид F₁, арбуз.

Стаття надійшла до редколегії 17.03.10

Прийнята до друку 30.04.10