

УДК 631.523:575 + 631.523:576.3

РОЗПОДІЛ ХІАЗМ В МЕЙОЦИТАХ ПУП'ЯНКІВ РІЗНИХ ЯРУСІВ У ГІБРИДІВ F₁ КАВУНА

Монтвід П. Ю.

Розподіл хіазм в мейоцитах пуп'янків різних ярусів у гібридів F₁ кавуна. — П. Ю. Монтвід. — Проведено дослідження розподілу хіазм в межах репродуктивної системи у гібридів F₁ кавуна залежно від ступеня онтогенетичної пристосованості до умов конкуренції та зниженого вологозабезпечення. Виявлено, що у гетерозигот з низькою онтогенетичною пристосованістю, на відміну від високопристосованих, відбувається зниження частоти хіазм на мейоцит із збільшенням ярусу закладки пуп'янка. В несприятливих умовах досліджені цитологічні параметри зростали в межах нижніх пуп'янків. Зроблено висновок про існування еволюційно-відпрацьованого механізму, який каналізує вивільнення генотипної мінливості в залежності від пристосованості.

Ключові слова: кавун, гібрид F₁, онтогенетична пристосованість, хіазма, пуп'янок.

Адреса: Інститут овочівництва і багатаниництва НААНУ, н/в Селекційне Харківського р-ну Харківської обл., 62478, Україна; e-mail: montvid@mail.ru

Chiasma dictribution in different vertical placement buds meicytes of watermelon F₁ hybrids. — P. Montvid. — It was conducted investigations of chiasma distribution in reproductive system of F₁ watermelon hybrids with different ontogenetical fitness to competition and lowering water supply. It is revealed decreasing chiasma frequency per meicyt with increasing bud vertical placement in low-adapted hybrids unlike high-adapted. Investigated cytological parameters increased in first buds in extreme conditions. The conclusion was drawn about evolutionary worked mechanism existence, guiding the release of genotypic variability in dependence of fitness.

Key words: watermelon, F₁ hybrid, ontogenetical fitness, chiasma, bud.

Address: Institute of vegetables and melons NAASU, p/v Selectsiyne Kharkiv rg., Ukraine, 62478; e-mail: montvid@mail.ru

Вступ

Вважається, що обмеженість доступної генотипної мінливості пов'язана з невідповідним розподілом рекомбінаційних подій в мейозі, селективною елімінацією нетрадиційних рекомбінантів, складністю ідентифікації генотипу за фасадом фенотипу [6]. Таким чином, ряд перспектив майбутньої селекції пов'язані з подальшим дослідженням рекомбінації [6].

Особливості розподілу кросоверних подій на рівні окремої рослини залишаються визначеними недостатньо. Як наслідок, не виключена втрата частини селекційно-цінних генотипів в результаті варіювання рекомбінаційних параметрів в межах репродуктивної системи або її окремих структур [4]. Так, у томата виявлена залежність частоти кросинговеру й рівня рекомбінації від ярусу та локалізації плоду в китиці [4]. Зроблено висновок, що в селекційній роботі, особливо з метою подолання зчеплення з негативними генами, слід зберігати плоди перших суцвіть й використовувати одержане з них насіння окремо від насіння інших [4].

Від'ємна залежність частоти хіазм від ярусу пуп'янку існує у баклажана [9]. Прояв даного ефекту залежав від ступеню пристосованості гібридів F₁ в онтогенезі [9]. Найбільша мінливість кількісних, у тому числі господарсько-цінних, ознак спостерігалась в потомствах гетерозигот F₁ перцю солодкого й баклажана, одержаних з насіння перших плодів [12].

Генетичні відмінності існують між насінневими бруківками різних частин зав'язі [4]. Так, прояв більшої генетичної різноманітності виявлений в потомствах гібридів F₁ томата, одержаних з насіння верхньої поперекової зони плоду [1].

Наявність градієнту з частоти хіазм в межах пиляка встановлена для тюльпана [14], жита [15], культурного [3] й дикорослих [7] видів томата й перцю [8], баклажана [9]. На основі маркерного аналізу встановлено зміни частоти кросинговеру в потомствах гібридів F₁ томата, одержаних при запиленні пилюком, який сформовано в різних зонах даної репродуктивної структури [3]. Це свідчить проти терміналізації хіазм як можливого механізму виявленого явища [3]. Більш того, на даний час практично доведено відсутність терміналізації, у тому числі на рослинних об'єктах, що збільшує актуальність цитогенетичних досліджень такого напрямку [13].

Таким чином, не виключено, що варіювання рекомбінаційних параметрів в межах репродуктивної системи є закономірним і може бути одним з механізмів філогенетичної (генетичної) адаптації.

Метою роботи було дослідження прояву частоти хіазм в пиляках чоловічих пуп'янків різних ярусів вертикальної закладки у гібридів F₁ кавуна з різною онтогенетичною пристосованістю.

Матеріал та методи

Гібриди F_1 кавуна (*Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum. et Nakai., $2n = 22$), люб'язно надані селекціонером Сергієнко О.В., були одержані шляхом гібридизації з кастрацією нерозкритих жіночих квіток [2]. За ступенем онтогенетичної пристосованості згідно з методикою [11] оцінювали 2 набори з 7 гібридів F_1 (з них 6 одержані 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 вологості ґрунту) і підвищеної густоти (3×3 см) за схемою бджолиних сот, яка забезпечувала однакове оточення рослин однієї комбінації схрещування іншими. Кожна посудина містила до 40 рослин, по 5–7 рослин окремого гібриду. Повторність вегетаційного дослідження – шестикратна. При досягненні рослин усіх гібридних комбінацій стадії мейозу визначали ступінь онтогенетичної пристосованості гетерозигот 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 високо- й низькопристосовані ідентифікували гібриди з найбільшими та найменшими значеннями досліджуваних ознак, які після ідентифікації висаджували в ґрунт скляної неопалювальної теплиці, де вирощували контрольні рослини.

Чоловічі пуп'янки окремих ярусів вертикальної закладки на рослині 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 години 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 в розчині оцтокарміну.

Досліджували 3 рослини кожної гібридної комбінації, 150 мейоцитів для кожного ярусу. Цифрові дані обробляли методами варіаційної статистики. Достовірність різниці між варіантами визначали із застосуванням t-критерію Стьюдента з урахуванням поправки Бонфероні для множинних порівнянь [10].

Результати

Згідно з результатами наших досліджень, як "низькопристосовані" ідентифіковано гібриди: F_1 Чорногорець \times Огоньок і Гарний \times Орфей. Як "високопристосовані" – Чорногорець \times Sugar baby і Гарний \times Чорногорець.

За особливостями прояву частоти хіазм в межах генеративної системи виявлено відмінності між гетерозиготами з різним ступенем пристосованості. Так, у низькопристосованого гібрида F_1 Чорногорець \times Огоньок, в оптимальних умовах найбільші значення частоти інтерстиціальних хіазм та сумар-

ної (в порівнянні з першим ярусом) спостерігали для мейоцитів другого пуп'янка (табл.).

В досліді, сумарна частота хіазм суттєво зростає в мейоцитах нижнього пуп'янка (див. табл.), зниження її відбувається із зростанням ярусу. Велика кількість інтерстиціальних хіазм утворювалась в материнських клітинах пилку генеративних органів першого й особливо третього ярусів (див. табл.). Проте, для пуп'янків третього ярусу, сумарна частота хіазм залишається незмінною в порівнянні з контролем, завдяки зниженню частоти термінальних хіазм (див. табл.).

В цілому, аналогічні результати виявлено для іншої індаптивної гібридної комбінації – Гарний \times Орфей. В даному випадку в оптимальних умовах сумарна частота хіазм знижувалась в порівнянні з першим пуп'янком, починаючи з третього ярусу, в досліді – з другого (табл.), а частота інтерстиціальних – починаючи з другого ярусу незалежно від умов (табл.). Проте, за дії несприятливих чинників, ці цитологічні параметри зростали саме в мейоцитах пиляків нижніх пуп'янків (див. табл.). Частота інтерстиціальних хіазм знижувалась в пуп'янках 2–5-го ярусів порівняно з першим і 3–5-им ярусами – порівняно з контролем (див. табл.).

Закономірної залежності досліджених параметрів мейозу ми не спостерігали для гібридів F_1 з високою онтогенетичною пристосованістю. Так, у гетерозиготних рослин F_1 Чорногорець \times Sugar baby (контроль) частота інтерстиціальних хіазм і сумарна були достовірно вищими в мейоцитах пиляків третього й четвертого пуп'янків в порівнянні з нижніми (див. табл.). В досліді максимальні значення даних цитологічних показників виявлено для генеративних органів другого ярусу (див. табл.). У іншого високопристосованого гібрида – Гарний \times Чорногорець – величини досліджених параметрів були найбільшimi для четвертого (контроль) й третього (дослід) ярусів.

Таким чином, у гібридів F_1 кавуна з низькою онтогенетичною пристосованістю, на відміну від високопристосованих, відбувалося зниження частоти хіазм на мейоцит, у тому числі інтерстиціальних, із збільшенням ярусу закладки пуп'янка. В варіанті дослідження (вирощування набору F_1 в умовах зниженого вологозабезпечення й конкуренції з подальшою пересадкою в оптимальні умови теплиці) в межах нижнього пуп'янка величини досліджених цитологічних параметрів істотно зростали.

Вважається, що одним з можливих механізмів формування спрямованих змін частоти рекомбінації (або хіазм) в межах репродуктивної системи або її структур є генетично запрограмована диференціація в процесі онтогенезу, яка робить свій внесок в детермінацію частоти кросинговеру внаслідок еволюційно – відпрацьованої послідовності надходження асимілятів в репродуктивні органи [4]. Основним джерелом генетичної мінливості у перехреснозапильних видів, до яких відноситься кавун, є комбінування генів за рахунок вільного перезаплення [6]. Тобто, на відміну від самозапильників, роль кросинговеру в процесі утворення потенційної й доступної для добору мінливості другорядна [6].

Таблиця. Розподіл хіазм за ярусами закладки пуп'янків у гібридів F₁ кавуна

Table. Chiasma distribution in different vertical placement buds of watermelon F₁ hybrids

Комбінація	Варіант	Ярус закладки пуп'янків	Частота хіазм на мейоцит		
			інтерстиціальних	термінальних	сумарна
Онтогенетична пристосованість низька					
Чорногорець × Огоньок	Контроль	1	0,89 ± 0,04	11,79 ± 0,26	12,68 ± 0,19
		2	1,71 ± 0,12#	11,85 ± 0,14	13,56 ± 0,22#
		3	1,00 ± 0,08	11,85 ± 0,19	12,85 ± 0,15
		4	1,08 ± 0,08	11,81 ± 0,16	12,89 ± 0,24
		5	0,94 ± 0,07	11,17 ± 0,22	12,11 ± 0,17
	Дослід	1	3,26 ± 0,07*	12,01 ± 0,17	15,27 ± 0,26*
		2	2,08 ± 0,12#	11,92 ± 0,29	14,0 ± 0,21 #
		3	4,11 ± 0,18*#	8,06 ± 0,24*#	12,17 ± 0,23* #
		4	1,49 ± 0,07*#	10,51 ± 0,16*#	12,0 ± 0,28*#
		5	0,88 ± 0,07#	10,41 ± 0,22*#	11,29 ± 0,14*#
Гарний × Орфей	Контроль	1	2,26 ± 0,11	10,61 ± 0,24	12,87 ± 0,19
		2	1,57 ± 0,10#	10,92 ± 0,17	12,49 ± 0,23
		3	1,49 ± 0,07#	10,61 ± 0,22	12,10 ± 0,14#
		4	1,73 ± 0,09#	10,49 ± 0,29	12,22 ± 0,11#
		5	1,66 ± 0,12#	10,50 ± 0,14	12,16 ± 0,18#
	Дослід	1	2,97 ± 0,09*	11,38 ± 0,20*	14,35 ± 0,18*
		2	2,11 ± 0,11*#	10,28 ± 0,21#	12,39 ± 0,24#
		3	2,25 ± 0,08*#	9,75 ± 0,14*#	12,0 ± 0,28#
		4	2,00 ± 0,10#	9,45 ± 0,23*#	11,45 ± 0,21*#
		5	1,83 ± 0,11#	9,46 ± 0,18*#	11,29 ± 0,26*#
Онтогенетична пристосованість висока					
Чорногорець × Sugar baby	Контроль	1	1,44 ± 0,05	10,53 ± 0,15	11,97 ± 0,15
		2	1,59 ± 0,10	10,24 ± 0,24	11,85 ± 0,29
		3	2,04 ± 0,12#	10,62 ± 0,20	12,66 ± 0,21#
		4	2,00 ± 0,08#	11,05 ± 0,26	13,05 ± 0,24#
		5	1,68 ± 0,08#	9,73 ± 0,22#	11,41 ± 0,19
	Дослід	1	1,67 ± 0,13	9,89 ± 0,22	11,56 ± 0,21
		2	3,09 ± 0,11*#	10,46 ± 0,26	13,55 ± 0,14*#
		3	2,00 ± 0,17	10,0 ± 0,20*	12,0 ± 0,25
		4	2,11 ± 0,08#	10,13 ± 0,27*	12,24 ± 0,20*#
		5	1,78 ± 0,06	9,71 ± 0,21	11,49 ± 0,17
Гарний × Чорногорець	Контроль	1	1,44 ± 0,05	10,53 ± 0,15	11,97 ± 0,15
		2	1,56 ± 0,07#	10,44 ± 0,21	12,0 ± 0,29
		3	2,00 ± 0,08#	9,85 ± 0,20#	11,85 ± 0,25
		4	2,59 ± 0,10#	10,60 ± 0,20	13,19 ± 0,23#
		5	1,97 ± 0,10#	10,27 ± 0,26	12,24 ± 0,27
	Дослід	1	1,67 ± 0,13	9,89 ± 0,22*	11,56 ± 0,21
		2	1,91 ± 0,10*	9,77 ± 0,24*	11,68 ± 0,21
		3	1,45 ± 0,08*	10,74 ± 0,20*#	12,19 ± 0,16
		4	1,62 ± 0,08*	10,05 ± 0,16	11,67 ± 0,17*
		5	1,94 ± 0,11	9,95 ± 0,17	11,89 ± 0,12

Примітки: * – відмінності від контролю достовірні при $p < 0,05$; # – відмінності між пуп'янком першого та даного ярусів достовірні при $p < 0,05$

Проте, згідно з одержаними нами результатами, не виключена роль даного процесу в процесі генетичної адаптації залежно від пристосованості генотипів. Так, у кавуна, як правило, утворюється не більше 2–3 плодів з виповненим життєздатним насінням внаслідок запилення пилюком, що утворюється в пилюках чоловічих пуп'янків нижніх ярусів.

Прояв максимальних значень цитологічних параметрів, які характеризують кросинговер, в перших пуп'янках саме у низькопристосованих гетерозигот, їх істотно збільшення в несприятливих умовах, не виключено, свідчить про зростання ролі даного процесу

для генетичної адаптації [6]. Менша частота хіазм, у тому числі інтерстиціальних (даний тип хіазм часто пов'язують з утворенням нетрадиційних рекомбінантів в потомствах) в мейоцитах пилюків нижнього ярусу у високопристосованих гібридів, з іншого боку, може призводити до обмеження розсіювання потенційної мінливості [6].

Висновки

Таким чином, не виключено, що особливості розподілу рекомбінаційних подій в межах репродуктивної системи кавуна (на прикладі чоловічих пуп'янків) залежно від ступеню онтогенетичної

пристосованості, є наслідком дії еволюційно-відпрацьованого механізму, який каналізує мін-

ливість в межах рослини й відіграє роль компенсаторного контролю її перетворення в онтогенезі.

1. Алпатьев А. В. Зависимость расщепления в гибридном потомстве F_2 томата от местоположения семян в плоде / А.В. Алпатьев, Н.А. Юрьева // Тр. ВНИИ селекции и семеноводства овощных культур. – 1975. – С. 9–18.
2. Боос Г. В. Гетерозис овощных культур / Боос Г.В., Бадина Г.В., Буренин В.М. – Москва: Агропромиздат, 1990. – 223 с.
3. Гавриленко Т. А. Особенности поведения хромосом при развитах пыльников у томата / Т.А. Гавриленко // Науч.-тех. бюл. ВНИИ Растениеводства. – 1985, № 155. – С. 53–55.
4. Жученко А. А. м. Архитектура репродуктивной системы томата / Жученко А.А. м. – Кишинев: Штиинца, 1990. – 200 с.
5. Жученко А. А. Индуцирование хромосомных перестроек и локализация генов контролирующих некоторые хозяйственно – ценные признаки в геноме томатов / А.А. Жученко, В.Г. Грати, В.К. Андрущенко и др. // Изв. АН Молдавской ССР. Сер. Биол. и хим. наук. – 1980. – № 4. – С. 24–30.
6. Жученко А. А. Рекомбинация в эволюции и селекции / А.А. Жученко, А.Б. Король. – М.: Наука, 1985. – 400 с.
7. Монтвід П. Ю. Мінливість частоти хізм в межах пиляка у напівкультурних різновидів і дикорослих видів томата / П.Ю. Монтвід // Вісник Харківського національного аграрного університету. Сер. Біологія. – 2007. – Вип. 1. – С. 95–101.
8. Монтвід П. Ю. Розподіл хізм в межах пиляка у представників роду *Capsicum* L. / П.Ю. Монтвід // Цитологія і генетика. – 2009. – №3. – С. 10–14.
9. Монтвід П. Ю. Онтогенетична пристосованість гібридів F_1 баклажана, перетворювальна функція мейозу і спектр генотипової мінливості в F_2 : автореф. дис. на здобуття наукового ступеня к.б.н.: спец. 03.00.15 "Генетика" / П.Ю. Монтвід. – Одеса, 2004. – 16 с.
10. Орлов А. И. Прикладная статистика / Орлов А.И. – М.: Экзамен, 2004. – 656 с.
11. Пат. на корисну модель №39793 Україна, МПК А01Н1/04: Спосіб добору гібридів F_1 кавуна з різною товарною продуктивністю / Монтвід П.Ю., Самовол О.П., Сергієнко О.В.; заявник й патентовласник Інститут овочівництва і баштанництва УААН. – №39793; Заявл. 02.08.2007; Опубл. 26.01.2009, Бюл. №2.
12. Самовол О. П. Генетичний потенціал видів родів *Capsicum* L. і *Lycopersicon* T. та шляхи розширення спектру генотипової мінливості: автореф. дис. на здобуття наукового ступеня д.с.-г.н.: спец. 03.00.15 "Генетика" / О.П. Самовол. – К., 2004. – 35 с.
13. Чубыкин В. Л. Модификация частоты кроссинговера и механизм хромосомного контроля распределения обменов у самок дрозофилы / В.Л. Чубыкин // Генетика. – 1997. – Т. 33, № 9. – С. 1189–1201.
14. Couzin D. A. Variation in chiasma frequency during tulip anther development / D.A. Couzin, D.P. Fox // Chromosoma. 1974. – Vol. 46. – P. 173–179.
15. Jones G. H. Correlated components of chiasma variation and the control of chiasma distribution in rye / G.H. Jones // Heredity. – 1974 – Vol. 32, № 3. – P. 375–387.

Отримано: 30 березня 2010 р.

Прийнято до друку: 24 червня 2010 р.