

УДК: 631.523:575

Розподіл хіазм в мейоцитах поперекових секцій пиляка у дикорослих видів баклажана П.Ю.Монтвід

*Институт овочівництва і баштанництва УААН (Харківська обл., п/в Селекційне, Україна)
montvid@mail.ru*

Проведено дослідження частоти хіазм в мейоцитах трьох поперекових зон (вільний кінець, середина, основа) пиляка у дикорослих видів баклажана. Виявлено, що найбільші значення частоти інтерстиціальних хіазм, сумарної частоти хіазм та кількості нетипових бівалентів спостерігалися в мейоцитах вільного кінця пиляка в порівнянні з його серединою та основою. Зроблено висновок, що особливості розподілу кросоверних подій вздовж даної репродуктивної структури є наслідком дії еволюційно відпрацьованого механізму компенсаторного контролю перетворення генотипної мінливості в онтогенезі в залежності від способу запилення.

Ключові слова: *пуп'янок, секція пиляка, хіазма, бівалент, рекомбінація, Solanum L.*

Распределение хиазм в мейоцитах поперечных секций пыльника у дикорастущих видов баклажана П.Ю.Монтвид

Проведено исследование частоты хиазм в мейоцитах трех поперечных зон (свободный конец, середина, основание) пыльника у дикорастущих видов баклажана. Выведено, что наибольшие значения величины интерстициальных хиазм, суммарной частоты хиазм и количества нетипичных бивалентов наблюдались в мейоцитах свободного конца пыльника по сравнению с его серединой и основанием. Сделан вывод, что особенности распределения кросоверных событий вдоль данной репродуктивной структуры являются следствием действия эволюционно выработанного механизма компенсаторного контроля преобразования генотипической изменчивости в онтогенезе в зависимости от способа опыления.

Ключевые слова: *бутон, секция пыльника, хиазма, бивалент, рекомбинация, Solanum L.*

Chiasma distribution in anther diametrical sections of wild eggplant species P.Yu.Montvid

There were conducted investigations of chiasma distribution along the anther diametrical sections (free end, middle, base) in the wild species of eggplant. It has been revealed that maximum indices of interstitial chiasma frequency, total chiasma frequency and quantity of non-typical bivalents are observed in the anther free end in comparison with its middle and base. The conclusion has been drawn that regularities of recombinative indices distribution is the result of existence of a mechanism elaborated by evolution, guiding the release of genotypic variability in dependence of pollination way.

Key words: *bud, anther section, chiasma, bivalent, recombination, Solanum L.*

Вступ

Варіювання рекомбінаційних параметрів в межах репродуктивної системи рослини та елементів її архітектури (пиляка, зав'язі, генеративних органів різних ярусів вертикальної закладки) часто призводить до втрати суттєвої частки потенційної й доступної для добору генотипної мінливості (Жученко, 1990).

Незважаючи на це, дослідження щодо розподілу кросоверних подій обмежені й стосуються лише невеликої частини 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 й використовувати одержане з них насіння окремо від насіння інших (Жученко, 1990).

Генетичні відмінності існують і між насіннєвими бруньками різних частин зав'язі. В результаті більша різноманітність за кількісними, в тому числі господарсько-цінними, ознаками часто спостерігається серед потомків, одержаних з насіння верхньої поперекової зони плоду (Алпатьев, Юрьєва, 1975). При запиленні пилком, який сформовано в трьох поперекових секціях пиляка, в F_2 також були виявлені істотні відмінності (Жученко, Лях, 1991). Не виключено, що дане явище

обумовлене існуванням градієнту рекомбінаційних подій вздовж дослідженої генеративної структури. Так, залежність частоти хіазм від розташування мейоцитів в межах пиляка встановлена у тюльпана (Couzin, Fox, 1974), жита (Jones, 1974), культурного (Гавриленко, 1985) й дикорослих (Монтвід, 2007) видів томата й перцю (Монтвід, 2009). У томата, тюльпана й перцю даний показник приймав найбільші значення в зоні вільного кінця пиляка, а у жита – в районі його основи. Одержані дані добре узгоджувалися з результатами щодо несинхронності процесів поділу мейоцитів в пиляку. Так, мейоцити вільного кінця пиляка томата знаходились на більш ранній стадії розвитку, тобто в клітинах, які раніше вступали в мейоз, спостерігалася більша частота хіазм (Гавриленко, 1985).

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 в наступному поколінні – у зоні верхньої поперекової секції пиляка, від ступеня онтогенетичної пристосованості (Монтвід и др., 2002).

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

Метою роботи було дослідження прояву частоти хіазм в мейоцитах трьох поперекових зон пиляка у дикорослих видів баклажана.

Методика

Дослідження проводили в 2006–2008 рр. Види *Solanum aethiopicum aculeatum* group, *S. aethiopicum* Gilo group (*S. gilo* (Raddy)), *S. aethiopicum* Shum group, *S. anguivi* Lam., *S. incanum* group A (*S. lampilacanthum* L.), *S. incanum* group C (*S. incanum* L.), *S. linnaeum* L., *S. macrocarpon* L., *S. sisymbriifolium* Lam.), люб'язно надані Marie-Christine Daunay (генбанк INRA Improvement Centre for Market-Garden Plants (Montfavet Cedex, France)), вирощували в умовах скляної теплиці. Всі види мають диплоїдний набір з 24 хромосом. Пуп'янки діаметром від 1,5 до 6 мм від основи квітколожа до верхівки пиляка фіксували в фіксаторі Кларка (суміш абсолютного етанолу та льодяної оцтової кислоти у співвідношенні 3:1) протягом однієї доби, зберігали в 70% етанолі. Частоту хіазм на мейоцит, кількість нетипових бівалентів (з трьома хіазмами) визначали на стадії раннього діакінезу профазы I, використовуючи мікроскоп «Микмед-1» (збільшення $\times 800$ –1350), на тимчасових оцтокармінних препаратах пиляків, які перед фарбуванням витримували протягом 1 години в 4% залізоамонійному галуні (Жученко и др., 1980). Пиляки під біокулярним мікроскопом МБС-10 розділяли на три рівні поперекові зони, або секції – основу, середину, та вільний кінець (верхівку). Досліджували 3–5 рослин кожного виду, 50 мейоцитів на препарат. Залежність частоти інтерстиціальних хіазм, нетипових бівалентів (розподіл істотно відрізнявся від нормального) від локалізації мейоцитів в межах пиляка визначали із застосуванням критерію Краскела–Уолліса (Орлов, 2004), достовірність різниці між окремими секціями пиляка за сумарною частотою хіазм на мейоцит – t -критерію Стьюдента (Лакин, 1990) з урахуванням поправки Бонферроні для множинних порівнянь (Орлов, 2004).

Результати та обговорення

Згідно з результатами наших досліджень, максимальні значення сумарної частоти хіазм, як правило, спостерігалися в межах верхівки пиляка. Винятками були зразки *S. linnaeum* і *S. incanum* group C, де в 2006 р. відмінності між вільним кінцем та основою пиляка були недостовірними (табл.). У *S. incanum* group A в 2008 р. градієнт з частоти хіазм був відсутнім взагалі (див. табл.). Величина частоти хіазм залежала від виду й року досліджень. Так, найбільші її значення (для вільного кінця пиляка) виявлені для *S. incanum* group A й *S. anguivi* (18,24 і 17,10 відповідно) в 2007 р.

За частотою інтерстиціальних хіазм в цілому спостерігався аналогічний ефект. Залежність даного параметру від зони пиляка була достовірною у культурного виду (*S. melongena*) і *S. aethiopicum* Shum group протягом трьох років, *S. macrocarpon* – в 2006 і 2008 рр., *S. sisymbriifolium* – в 2007 і 2008 рр., *S. linnaeum* – в 2006 р., *S. aethiopicum* Gilo group – в 2007 р., *S. incanum* group A і *S. aethiopicum aculeatum* group – в 2008 р. (див. табл.).

У *S. incanum* group A і C, *S. aethiopicum aculeatum* group нетипові біваленти не спостерігали (див. табл.). Проте у інших видів їх наявність залежала від року досліджень. Так, протягом усіх трьох років дані структури утворювались в профазі мейозу лише у культурного баклажана *Solanum melongena* (див. табл.). Прояв кількості нетипових бівалентів на мейоцит достовірно залежав від зони пиляка в окремі роки у *S. melongena* (2006, 2008 рр.), *S. linnaeum* (2007, 2008 рр.), *S. macrocarpon*, *S. sisymbriifolium* (2006 р.), *S. anguivi* (2007, 2008 рр.), *S. aethiopicum* Gilo group (2007 р.) (див. табл.).

Таблиця.
Розподіл хіазм за зонами пиляка у дикорослих видів баклажана (2006–2008 рр.)

| Вид | Рік дослідження | Секція пиляка | Частота хіазм на мейоцит | | Кількість нетипових бівалентів на мейоцит |
|--|-----------------|---------------|--------------------------|----------------|---|
| | | | інтерстиціальних | сумарна | |
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| <i>Solanum melongena</i> | 2006 | верхівка | 3,65# | 15,14 ± 0,20* | 0,63# |
| | | середина | 1,60 | 13,20 ± 0,18 | 0 |
| | | основа | 1,40 | 13,20 ± 0,15 | 0 |
| | 2007 | верхівка | 4,10# | 16,78 ± 0,23* | 0,09 |
| | | середина | 3,36 | 16,03 ± 0,20 | 0 |
| | | основа | 3,0 | 15,93 ± 0,20 | 0 |
| | 2008 | верхівка | 2,45# | 16,97 ± 0,08* | 0,24# |
| | | середина | 2,11 | 15,49 ± 0,13 | 0,05 |
| | | основа | 1,23 | 14,20 ± 0,10 | 0,08 |
| <i>S. aethiopicum</i> <i>Shum group</i> | 2006 | верхівка | 2,44# | 15,67 ± 0,21* | 0 |
| | | середина | 1,60 | 13,40 ± 0,17 | 0 |
| | | основа | 1,40 | 14,0 ± 0,11 | 0 |
| | 2007 | верхівка | 4,57# | 16,0 ± 0,19* | 0 |
| | | середина | 3,24 | 15,32 ± 0,11 | 0 |
| | | основа | 3,01 | 15,20 ± 0,17 | 0 |
| | 2008 | верхівка | 3,74# | 14,72 ± 0,13* | 0,05 |
| | | середина | 2,86 | 14,11 ± 0,07 | 0,11 |
| | | основа | 2,51 | 14,0 ± 0,08 | 0,03 |
| <i>S. linnaeum</i> | 2006 | верхівка | 5,10# | 16,0 ± 0,20* | 0,38# |
| | | середина | 4,0 | 14,59 ± 0,18 | 0,05 |
| | | основа | 3,59 | 13,33 ± 0,11 | 0 |
| | 2007 | верхівка | 3,47 | 14,28 ± 0,21** | 0,39# |
| | | середина | 3,0 | 14,11 ± 0,19 | 0 |
| | | основа | 2,38 | 13,0 ± 0,26 | 0 |
| | 2008 | верхівка | 2,45 | 14,59 ± 0,05* | 0 |
| | | середина | 1,88 | 14,07 ± 0,07 | 0 |
| | | основа | 1,26 | 14,0 ± 0,09 | 0 |
| <i>S. macrocarpon</i> | 2006 | верхівка | 4,80# | 14,60 ± 0,15* | 0,60# |
| | | середина | 1,66 | 12,82 ± 0,13 | 0 |
| | | основа | 2,50 | 13,25 ± 0,11 | 0 |
| | 2007 | верхівка | 4,21 | 16,54 ± 0,19* | 0,25 |
| | | середина | 4,0 | 15,06 ± 0,31 | 0,11 |
| | | основа | 3,41 | 15,0 ± 0,20 | 0,05 |
| | 2008 | верхівка | 3,22# | 15,79 ± 0,15* | 0 |
| | | середина | 3,0 | 15,03 ± 0,10 | 0 |
| | | основа | 1,63 | 14,66 ± 0,11 | 0 |
| <i>S. sisymbriifolium</i> | 2006 | верхівка | 2,61 | 14,81 ± 0,14* | 0,33# |
| | | середина | 2,26 | 13,0 ± 0,10 | 0 |
| | | основа | 1,75 | 12,73 ± 0,20 | 0,07 |
| | 2007 | верхівка | 2,98# | 16,0 ± 0,22* | 0 |
| | | середина | 2,0 | 15,36 ± 0,19 | 0 |
| | | основа | 2,05 | 15,0 ± 0,24 | 0 |
| | 2008 | верхівка | 3,59# | 13,85 ± 0,07* | 0 |
| | | середина | 2,75 | 13,29 ± 0,13 | 0 |
| | | основа | 2,01 | 12,74 ± 0,08 | 0 |

Продовження табл.

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
|--------------------------------------|------|----------|-------|----------------|-------|
| <i>S. incanum</i> group C | 2006 | верхівка | 3,44 | 14,38 ± 0,18** | 0 |
| | | середина | 2,71 | 13,91 ± 0,21 | 0 |
| | | основа | 2,86 | 12,80 ± 0,14 | 0 |
| | 2007 | верхівка | 2,69 | 15,30 ± 0,25* | 0 |
| | | середина | 2,98 | 14,27 ± 0,29 | 0 |
| | | основа | 2,0 | 14,41 ± 0,20 | 0 |
| <i>S. incanum</i> group A | 2007 | верхівка | 3,47 | 18,24 ± 0,24* | 0 |
| | | середина | 3,32 | 16,52 ± 0,19 | 0 |
| | | основа | 2,53 | 16,0 ± 0,19 | 0 |
| | 2008 | верхівка | 3,77# | 14,25 ± 0,11 | 0 |
| | | середина | 3,12 | 14,46 ± 0,10 | 0 |
| | | основа | 2,33 | 14,30 ± 0,08 | 0 |
| <i>S. anguivi</i> | 2007 | верхівка | 3,86 | 17,10 ± 0,25* | 0,34# |
| | | середина | 3,17 | 15,43 ± 0,21 | 0,11 |
| | | основа | 3,0 | 15,0 ± 0,22 | 0 |
| | 2008 | верхівка | 2,68 | 15,33 ± 0,10* | 0,12# |
| | | середина | 2,59 | 14,85 ± 0,10 | 0,01 |
| | | основа | 2,45 | 14,21 ± 0,14 | 0,01 |
| <i>S. aetiopicum aculeatum</i> group | 2007 | верхівка | 2,67 | 16,05 ± 0,22* | 0 |
| | | середина | 2,10 | 14,48 ± 0,22 | 0 |
| | | основа | 2,0 | 14,11 ± 0,18 | 0 |
| | 2008 | верхівка | 4,77# | 15,02 ± 0,05* | 0 |
| | | середина | 4,0 | 14,37 ± 0,10 | 0 |
| | | основа | 3,85 | 14,0 ± 0,12 | 0 |
| <i>S. aetiopicum Gilo</i> group | 2007 | верхівка | 3,85# | 15,78 ± 0,13* | 0,21# |
| | | середина | 2,99 | 15,12 ± 0,10 | 0,11 |
| | | основа | 2,87 | 14,43 ± 0,10 | 0 |
| | 2008 | верхівка | 2,56 | 15,78 ± 0,08* | 0 |
| | | середина | 2,49 | 15,06 ± 0,10 | 0 |
| | | основа | 2,85 | 14,91 ± 0,10 | 0 |

Примітки:

- * – відмінності між верхівкою, серединою та основою достовірні при $p < 0,05$;
- ** – відмінності між верхівкою та серединою або основою достовірні при $p < 0,05$;
- # – значення непараметричної ознаки залежить від зони пиляка при $p < 0,05$.

Таким чином, виявлене нами зниження частоти хіазм від верхівки до основи пиляка узгоджується з даними, одержаними для інших видів (Souzin, Fox, 1974; Jones, 1974; Гавриленко, 1985; Монтвід, 2007, 2009).

Вважається, що одним з можливих механізмів формування спрямованих змін частоти рекомбінації в межах репродуктивної системи або її структур є генетично запрограмоване диференційоване надходження асимілятів в генеративні органи (Жученко, 1990). Дійсно, розташування тичинкової нитки та будова пиляка (особливо його видовжена форма) можуть сприяти виникненню градієнту 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 та живильних речовин, різна гідравлічна провідність ксилеми та інтенсивність транспірації (Молчанова, 1987; Селлин, 1988; Кузьміна, 1997). В процесі розвитку пиляка томата, баклажана та інших видів, що мають аналогічну будову пиляка, асиміляти надходять спочатку в основу, потім у середину й верхівку (Жученко, 1990). Не виключено, що внаслідок такого їх розподілу концентрація живильних речовин в зоні вільного кінця пиляка мінімальна (Жученко, 1990).

Відомо, що трофічні та регуляторні чинники впливають на частоту кросинговеру, при цьому відхилення від норми призводить до зростання частоти кросоверних подій в мейозі (Жученко, Король, 1985). 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 (Jones, 1974). Інша наявна в літературних джерелах гіпотеза свідчить про вікову залежність частоти рекомбінації. Дійсно, найбільша частота хізм властива клітинам, що вступають в мейоз першими; у пасльонових вони розташовані в зоні вільного кінця, а у жита – в районі основи пиляка (Жученко, Король, 1985). Не виключено також, що просторово угрупованні («кластеризовані») мейоцити, які можуть утворюватися внаслідок неоднакової рекомбінаційної сприйнятливості, характеризуються більшою вірогідністю кон'югації та обмінів у відповідних зонах геному (Maguire, 1976). Причиною варіювання розподілу хізм в межах пиляка не може бути їх терміналізація, оскільки останнім часом практично доведено відсутність даного біологічного явища (Tease, Jones, 1995).

Закономірний розподіл кросоверних подій в межах репродуктивної системи або її структурних елементів слід розглядати також з точки зору існування еволюційно відпрацьованого механізму, який каналізує вивільнення генотипної мінливості (Жученко, 1990; Masoidea, Fatemehfada, 2005). Згідно з нашими спостереженнями й літературними даними, приймочка стовпчику квітки баклажана часто знаходиться на рівні вільного кінця пиляка, тобто пилко, який сформовано в даній зоні, має більшу вірогідність запилення (Боос и др., 1990). Максимальна частота хізм, у тому числі інтерстиціальних, та нетипових бівалентів – структур, які часто пов'язують з виникненням нетрадиційних рекомбінантів у наступних поколіннях, – спостерігалася в більшості випадків безпосередньо в районі його верхівки.

За умов дії екстремальних чинників, наприклад, високих температур, не виключено істотне зниження фертильності й життєздатності пилку саме в зоні вільного кінця пиляка. В результаті, у самозапильних видів може відбуватися обмеження доступної для добору мінливості. Вірогідно, це має значення для генетичної адаптації, оскільки знижує зайве розсіювання такої мінливості (нетрадиційні рекомбінанти відрізняються зниженою життєздатністю). Протилежні результати, одержані для жита – перехреснозапильного виду, пов'язані також із способом запилення. Відомо, що такі види відрізняються зниженою частотою рекомбінації в порівнянні з самозапильними (Жученко, Король, 1985). В несприятливих умовах не виключена загибель значної частки пилку в зоні вільного кінця пиляка, проте пилко, утворений з мейоцитів його основи, може залишатися життєздатним. Найбільша частота хізм у жита спостерігалася саме в мейоцитах базальної секції. Тобто в процесі генетичної адаптації посилюється роль рекомбінації поруч з вільним комбінуванням генів.

Таким чином, виявлений нами спрямований розподіл кросоверних подій вздовж пиляка у дикорослих видів баклажана утворюється як наслідок анатомо-фізіологічних особливостей (довжини, розташування відносно тичинкової нитки) даної генеративної структури й може бути результатом контролю перетворення генотипної мінливості в онтогенезі.

Список літератури

- 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.
- Боос Г.В., Бадина Г.В., Буренин В.М. Гетерозис овощных культур. – Москва: Агропромиздат, 1990. – 223с.
- Гавриленко Т.А. Особенности поведения хромосом при развитии пыльников у томата // Науч.-тех. бюл. ВНИИ Растениеводства. – 1985. – №155. – С. 53–55.
- Жученко А.А., Король А.Б. Рекомбинация в эволюции и селекции. – М.: Наука, 1985. – 400с.
- Жученко А.А., Грати В.Г., Андрющенко В.К., Грати М.И. Индуцирование хромосомных перестроек и локализация генов, контролируемых некоторыми хозяйственно-ценными признаками, в геноме томатов // Изв. АН Молдавской ССР. Сер. Биол. и хим. наук. – 1980. – №4. – С. 24–30.
- Жученко А.А., Лях В.А. Связь между фертильностью пыльцы межвидовых гибридов F_1 и спектром генотипической изменчивости расщепляющихся популяций томатов // Современные методы и подходы в селекции растений. – Кишинев: Штиинца, 1991. – С. 217–220.
- Жученко А.А. мл. Архитектура репродуктивной системы томата. – Кишинев: Штиинца, 1990. – 200с.
- 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.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1990. – 352с.
- Молчанова Т.Г. Транспирация сосны обыкновенной в разных частях кроны // Лесоведение. – 1987. – №4. – С. 38–45.
- Монтвід П.Ю. Мінливість частоти хізм в межах пиляка у напівкультурних різновидів і дикорослих видів томата // Вісник Харківського національного аграрного університету. Сер. Біологія. 2007. – Вип.1. – С. 95–101.

Монтвід П.Ю. Розподіл хіазм в межах пиляка у представників роду *Capsicum* L. // Цитологія і генетика. – 2009. – №3. – С. 10–14.

Монтвід П.Ю., Самовол А.П., Грати М.И. Изменчивость частоты хиазм в пределах пыльника у гибридов F₁ баклажана с разной онтогенетической приспособленностью // Вісник проблем біології і медицини. – 2002. – №5. – С. 22–27.

Орлов А.И. Прикладная статистика. – М.: Экзамен, 2004. – 656с.

Селлин А.А. Гидравлическая архитектура ели европейской // Физиология растений. – 1988. – Т.35, №6. – С. 1099–1107.

Couzin D.A., Fox, D.P. Variation in chiasma frequency during tulip anther development // Chromosoma. – 1974. – Vol.46. – P. 173–179.

Jones G.H. Correlated components of chiasma variation and the control of chiasma distribution in rye // Heredity. – 1974. – Vol.32, №3. – P. 375–387.

Maquire M.P. Clustering of specific crossovers in maize microsporocytes // Genetics. – 1976. – Vol.82, №1. – P. 19–24.

Masoidea I., Fatemehfada E. Cytogenetic studies in some species of *Bromus* L., section *Genea* Dum. // Journal of Genetics. – 2005. – Vol.84, №2. – P. 189–193.

Tease C., Jones G. Do chiasmata disappear? An examination of whether closely spaced chiasmata are liable to reduction or loss // Chromosome Res. – 1995. – Vol.3. – P. 162–168.

Представлено: С.Ю.Діденко / Presented by: S.Yu.Didenko

Рекомендовано до друку: Т.І.Баєвою / Recommended for publishing by: T.I.Bayeva

Подано до редакції / Received: 21.01.2010.

© П.Ю.Монтвід, 2010

© P.Yu.Montvid, 2010