

УДК 631.523:575 + 631.523:576.3

МІНЛИВІСТЬ ЧАСТОТИ ХІАЗМ В МЕЖАХ ПИЛЯКА У НАПІВКУЛЬТУРНИХ РІЗНОВИДІВ І ДИКОРΟΣЛИХ ВИДІВ ТОМАТА

© 2007 р. П. Ю. Монтвід

Інститут овочівництва і баштанництва Української академії аграрних наук

(с. Селекційне, Харківська обл., Україна)

Харківський національний аграрний університет ім. В.В. Докучаєва

(Харків, Україна)

Проведено дослідження розподілу хіазм в межах пиляка у дикорослих видів і напівкультурних різновидів томата (*Lycopersicon esculentum* Mill.). Виявлено, що найбільші значення частоти інтерстиціальних хіазм, сумарної частоти хіазм та кількості нетипових бівалентів спостерігалися в зоні вільного кінця пиляка порівняно з його серединою та основою. Зроблено висновок, що особливості розподілу кросоверних подій уздовж пиляка є наслідком дії еволюційно відпрацьованого механізму компенсаторного контролю перетворення генотипної мінливості в онтогенезі залежно від способу запилення.

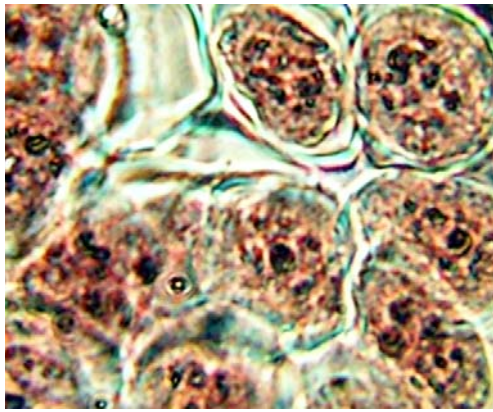
Ключові слова: *Lycopersicon esculentum* Mill., дикорослі види та напівкультурні різновиди, пиляк, хіазма, бівалент, пун'янок

Відомо, що формування спектра доступної для добору генотипної мінливості часто пов'язане з процесом кросинговеру [5]. Це створює можливість збільшення частоти корисних рекомбінантів в розщеплюваних популяціях [5], що вкрай важливо для селекціонера. На жаль, не виключена ймовірність втрати таких трансгресивних форм через значне варіювання рекомбінаційних параметрів в межах репродуктивної системи рослини та її структурних елементів (пиляка, зав'язі, плоду) [3]. Дослідження такого плану вкрай обмежені й стосуються лише кількох видів рослин. Так, у томата (*Lycopersicon esculentum* Mill.) виявлено прояв більшої різноманітності в потомствах, одержаних з насіння верхньої поперекової зони плоду [1], що пояснюється, очевидно, генетичними відмінностями між насіннебруньками в різних його частинах [3]. Існування градієнту з частоти хіазм в межах пиляка виявлено у тюльпана [15], жита [17], баклажана [11]. При чому у тюльпана й баклажана даний показник набу-

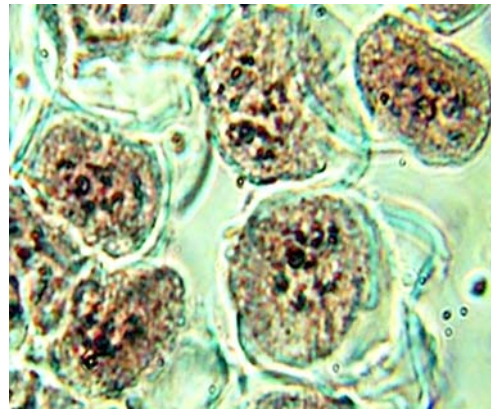
ває найбільших значень у зоні вільного кінця (верхівки) пиляка, а у жита – в його основі. На основі маркерного аналізу встановлено зміни частоти кросинговеру в потомствах культурного томата, одержаних при запиленні пиляком, сформованим в різних зонах даної репродуктивної структури, що свідчить проти терміналізації хіазм як можливого механізму виявленого явища [6]. Більше того, нині практично доведено відсутність терміналізації, у тому числі на рослинних об'єктах, що збільшує актуальність цитогенетичних досліджень такого напрямку [14]. У гібридів F₁ баклажана виявлено залежність частоти хіазм, у тому числі інтерстиціальних, та нетипових бівалентів – структур, що можуть впливати на формування нетрадиційних рекомбінантів в наступному поколінні, від ступеня онтогенетичної пристосованості [11]. 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 розподілу хіазм вздовж пиляка у напівкультурних різновидів та дикорослих видів томата.

Адреса для кореспонденції: Монтвід Павло Юрійович,
Інститут овочівництва і баштанництва УААН, п/в Селекційне
Харківського р-ну Харківської обл., 62478, Україна;
e-mail: ovoch@intercomplect.kharkov.ua



Lycopersicon esculentum var. *cerasiforme*



Lycopersicon chilense

Мейоцити напівкультурного різновиду томата *Lycopersicon esculentum* var. *cerasiforme* та дикорослого виду *Lycopersicon chilense* на стадії раннього діакінезу профазу I (x 800)

МЕТОДИКА

Дослідження проводили протягом 2005 – 2006 рр. Рослини дикорослих видів томата (*Lycopersicon chilense* Dun., *Lycopersicon hirsutum* Humb et Bonpl., *Lycopersicon cheesmanii typicus* R.) та його напівкультурних різновидів (*Lycopersicon esculentum* var. *cerasiforme* Mill., *Lycopersicon esculentum* var. *pimpinellifolium* Mill., *Lycopersicon esculentum* var. *racemigerum* (Lange)) вирощували в умовах захищеного ґрунту. Пуп'янки розміром 1,6-1,8 см фіксували в фіксаторі Кларка (суміш абсолютного етанолу та льодяної оцтової кислоти у співвідношенні 3:1), зберігали в 70%-ному етанолі. Частоту хіазм на мейоцит, кількість нетипових бівалентів (з трьома хіазмами), визначали на стадії раннього діакінезу профазу I (рисунк), використовуючи мікроскоп „Микмед-1” (збільшення $\times 800$), на тимчасових оцтокармінових препаратах пиляків, які перед фарбуванням витримували протягом 1 год в 4%-ному залізоамонійному галуні [4]. Пиляки розділяли на три рівні поперекові зони, або секції – основу, середину, та вільний кінець (верхівку). Досліджували п'ять рослин кожного виду або різновиду (по три пуп'янки для однієї рослини). Цифрові дані обробляли методами варіаційної статистики. Достовірність різниці між варіантами за показниками частоти хіазм, нетипових бівалентів визначали з урахуванням t-критерію Стьюдента [8].

РЕЗУЛЬТАТИ

Зниження сумарної частоти хіазм на мейоцит від верхівки до основи пиляка спостерігалось в усіх досліджених напівкультурних різновидів томата (табл. 1). Це стосується і частото

ти інтерстиціальних хіазм, за винятком різновиду *Lycopersicon esculentum* var. *pimpinellifolium*. У даному разі в 2005 році досліджуванний показник в межах середини та верхівки пиляка достовірно не відрізнявся (див. табл. 1). Кількість нетипових бівалентів вірогідно знижувалася в даному напрямі у рослин напівкультурного різновиду томата *Lycopersicon esculentum* var. *racemigerum* як в 2005, так і в 2006 році. У *Lycopersicon esculentum* var. *pimpinellifolium* в 2006 році нетипові біваленти взагалі були відсутні, але в 2005 році спостерігалось зниження їх кількості від вільного кінця пиляка до його основи (див. табл. 1). Протилежний результат – прояв максимальної частоти бівалентів з трьома хіазмами в середині пиляка - одержано в 2005 році при дослідженні рослин різновидів *Lycopersicon esculentum* var. *cerasiforme*, проте в 2006 році варіювання даного параметра було закономірним (див. табл. 1).

Аналогічні результати одержано нами для дикорослих видів томата. Так, сумарна частота хіазм зменшувалася від верхівки до основи пиляка у рослин трьох досліджених видів, за винятком *Lycopersicon chilense* в 2005 році, коли відмінності між його секціями були неістотними (табл. 2). Частота інтерстиціальних хіазм стабільно знижувалася у встановленому напрямі як в 2005, так і в 2006 році у рослин усіх трьох досліджених дикорослих видів (див. табл. 2). Кількість нетипових бівалентів на мейоцит була максимальною в зоні вільного кінця, за винятком *Lycopersicon chilense*. У даному випадку в 2005 році значення досліджуваного показника між верхівкою та основою пиляка, а в 2006 - між верхівкою та серединою, достовірно не відрізнялися, проте спрямовані його зміни спостерігались на рівні тенденції (див. табл. 2).

МІНАЙВІСТЬ ЧАСТОТИ ХІАЗМ

Таблиця 1

Розподіл хіазм в межах пиляка у напівкультурних різновидів томата (2005 – 2006 рр.)

Напівкультурний різновид	Рік дослідження	Секція пиляка	Частота хіазм на мейозит		Кількість нетипових бівалентів (з трьома хіазмами) на мейозит
			інтерстиціальних	сумарна	
<i>Lycopersicon esculentum</i> var. <i>cerasiforme</i>	2005	верхівка	2,55 ± 0,06 ^{В,С,О*}	14,72 ± 0,12 ^{В,С,О*}	0,18 ± 0,04
		середина	1,78 ± 0,08	13,50 ± 0,11	0,40 ± 0,08 ^{С,В,О*}
		основа	1,69 ± 0,10	13,30 ± 0,09	0,10 ± 0,02
	2006	верхівка	3,60 ± 0,10 ^{В,С,О*}	15,10 ± 0,21 ^{В,С,О*}	0,40 ± 0,07 ^{В,С,О*}
		середина	2,20 ± 0,13	13,20 ± 0,18	0
		основа	2,00 ± 0,07	13,00 ± 0,23	0
<i>Lycopersicon esculentum</i> var. <i>pimpinellifolium</i>	2005	верхівка	2,54 ± 0,09 ^{В,О*}	15,90 ± 0,09 ^{В,С,О*}	0,40 ± 0,06 ^{В,С,О*}
		середина	2,45 ± 0,09	15,00 ± 0,12	0,20 ± 0,04
		основа	2,21 ± 0,05	13,60 ± 0,08	0,10 ± 0,02
	2006	верхівка	4,30 ± 0,17 ^{В,С,О*}	16,00 ± 0,16 ^{В,С,О*}	0
		середина	2,50 ± 0,13	13,50 ± 0,34	0
		основа	2,83 ± 0,12	13,30 ± 0,17	0
<i>Lycopersicon esculentum</i> var. <i>racemigerum</i>	2005	верхівка	3,12 ± 0,07 ^{В,С,О*}	14,00 ± 0,12 ^{В,С,О*}	0,10 ± 0,02 ^{В,С,О*}
		середина	2,56 ± 0,09	12,90 ± 0,12	0
		основа	2,37 ± 0,05	12,40 ± 0,10	0
	2006	верхівка	3,08 ± 0,13 ^{В,С,О*}	14,25 ± 0,22 ^{В,С,О*}	0,18 ± 0,04 ^{В,С,О*}
		середина	2,01 ± 0,09	12,62 ± 0,16	0
		основа	1,63 ± 0,07	12,70 ± 0,15	0

Примітка. В табл. 1 і 2: В,С,О* - С,В,О*, В,О*, В,С* - відмінності за даним показником між верхівкою, серединою та основою (В,С,О*), серединою, верхівкою та основою (С,В,О*), верхівкою та основою (В,О*), верхівкою та серединою (В,С*) пиляка достовірні при $p < 0.05$

Таблиця 2

Розподіл хіазм в межах пиляка у дикорослих видів томата (2005 – 2006 рр.)

Дикорослий вид	Рік дослідження	Секція пиляка	Частота хіазм на мейоцит		Кількість нетипових бівалентів (з трьома хіазмами) на мейоцит
			інтерстиціальних	сумарна	
<i>Lycopersicon chilense</i>	2005	верхівка	3,15 ± 0,08 ^{В,С,О*}	14,76 ± 0,08	0,33 ± 0,07 ^{В,С,*}
		середина	2,54 ± 0,12	14,80 ± 0,11	0,09 ± 0,04
		основа	2,55 ± 0,09	14,40 ± 0,09	0,20 ± 0,04
	2006	верхівка	3,80 ± 0,13 ^{В,С,О*}	15,10 ± 0,18 ^{В,С,О*}	0,35 ± 0,05 ^{В,О*}
		середина	2,90 ± 0,11	13,15 ± 0,24	0,24 ± 0,04
		основа	2,31 ± 0,09	13,00 ± 0,21	0
<i>Lycopersicon hirsutum</i>	2005	верхівка	2,60 ± 0,07 ^{В,С,О*}	14,00 ± 0,11 ^{В,С,О*}	0,30 ± 0,03 ^{В,С,О***}
		середина	2,20 ± 0,11	13,10 ± 0,13	0
		основа	1,70 ± 0,10	12,30 ± 0,10	0
	2006	верхівка	3,33 ± 0,17 ^{В,С,О*}	14,88 ± 0,30 ^{В,С,О*}	0,33 ± 0,05 ^{В,С,О*}
		середина	2,00 ± 0,08	12,50 ± 0,17	0
		основа	2,00 ± 0,08	12,55 ± 0,29	0
<i>Lycopersicon cheesmanii typicus R.</i>	2005	верхівка	2,36 ± 0,09 ^{В,С,О*}	13,90 ± 0,11 ^{В,С,О*}	0,20 ± 0,03 ^{В,С,О*}
		середина	1,88 ± 0,09	12,40 ± 0,12	0
		основа	1,74 ± 0,08	12,50 ± 0,10	0
	2006	верхівка	3,37 ± 0,14 ^{В,С,О*}	14,21 ± 0,20 ^{В,С,О*}	0,41 ± 0,04 ^{В,С,О*}
		середина	2,71 ± 0,16	13,27 ± 0,17	0
		основа	2,10 ± 0,10	12,89 ± 0,19	0

В цілому, згідно з одержаними нами результатами, у трьох досліджених напівкультурних різновидів і трьох дикорослих видів томата відбувалося спрямоване зниження цитологічних параметрів мейозу, які характеризують кросинговер, – сумарної частоти хіазм, частоти інтерстиціальних хіазм та кількості нетипових бівалентів на мейоцит – від вільного кінця до основи пиляка. Це добре узгоджується з даними, одержаними раніше для інших видів родини *Solanaceae* – культурного томата (*Lycopersicon esculentum* Mill.) [6] та баклажана (*Solanum melongena* L.) [11].

ОБГОВОРЕННЯ

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 [3]. Дійсно, 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, мінливість гідравлічної провідності ксилеми й транспірації в різних частинах крони описана для сосни [9,12], в межах репродуктивних органів багатьох видів рослин існує нерівномірний розподіл фітогормонів та живильних речовин [7]. У процесі розвитку пиляка томата, згідно з літературними даними, асиміляти надходять спочатку в основу, потім у середину й верхівку генеративної структури [3]. Тобто, їх концентрація у зоні вільного кінця пиляка мінімальна. Існує гіпотеза, що трофічні та регуляторні чинники впливають на частоту кросинговеру, при цьому відхилення від норми призводить до зростання частоти кросоверних подій в мейозі більшості рослинних видів [5]. Згідно з результатами наших досліджень, максимальна частота хіазм у дикорослих видів і напівкультурних різновидів томата спостерігалася безпосередньо в секції пиляка, де концентрація таких речовин мінімальна. Але це не узгоджується з протилежними результатами, одержаними на житі [17]. Таким чином, тільки градієнт живильних речовин не може бути причиною виявленого нами спрямованого розподілу хіазм в межах пиляка. Інша гіпотеза пояснює цей ефект

віковою залежністю частоти рекомбінації [13]. Дійсно, не виключено, що найбільша частота хіазм властива клітинам, що вступають в мейоз першими [6]; у пасльонових вони розташовані в зоні вільного кінця, а у жита – в основі пиляка [5, 6]. Згідно з точкою зору Maguire [16], просторово угруповані („кластеризовані“) мейоцити, що можуть утворюватися внаслідок неоднакової рекомбінаційної сприйнятливості, характеризуються більшою ймовірністю кон'югації та обмінів у відповідних зонах геному.

Проте, 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 [10]. Згідно з нашими спостереженнями й літературними даними, приймочка стовпчика квітки томата часто знаходиться на рівні вільного кінця пиляка, тобто пилок, який сформовано в даній зоні, має більшу вірогідність запилення [2]. Результати наших досліджень свідчать, що максимальна частота хіазм, у тому числі інтерстиціальних, та нетипових бівалентів – структур, що часто пов'язують з виникненням нетрадиційних рекомбінантів у наступних поколіннях, спостерігається безпосередньо в районі верхівки пиляка, що може призводити до прояву підвищеної генетичної різноманітності. Це добре узгоджується з даними про частоту кросинговеру у самозапильних форм, яка компенсаторно підвищується порівняно з перехреснозапильними рослинами внаслідок обмеження вільного переапилення [2]. Можливо, що цим і пояснюється протилежний ефект розподілу хіазм, виявлений раніше для жита – перехреснозапильного виду.

Таким чином, не виключено, що виявлений нами спрямований розподіл кросоверних подій уздовж пиляка у дикорослих видів і напівкультурних різновидів томата утворюється як наслідок анатомо-фізіологічних особливостей (довжини, розташування відносно тичинкової нитки) даної генеративної структури й може бути результатом дії еволюційно відпрацьованого механізму компенсаторного контролю перетворення генотипної мінливості в онтогенезі залежно від способу запилення та ступеня пристосованості.

ЛІТЕРАТУРА

1. Алтатъев А.В., Юрьева Н.А. Зависимость расщепления в гибридном потомстве F₂ томата от местоположения семян в плоде // Тр. ВНИИ се-

МОНТВІД

- лекции 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. Жученко А.А. мл. Архитектура репродуктивной системы томата. – Кишинев: Штиинца, 1990. – 200 с.
4. Жученко А.А., Грати В.Г., Андрющенко В.К., Грати М.И. Индуцирование хромосомных перестроек и локализация генов контролируемых некоторые хозяйственно ценные признаки в геноме томатов // Изв. АН Молд. ССР. Сер. Биол. и хим. наук. – 1980. - № 4. – С. 24-30.
5. Жученко А.А., Король А.Б. Рекомбинация в эволюции и селекции. - М.: Наука, 1985. - 400 с.
6. Жученко А.А., Король А.Б., Гавриленко Т.А., Кибенко Т.Я. Связь между устойчивостью генотипа и изменением его рекомбинационных характеристик при температурных воздействиях // Генетика. – 1986. – Т. 22, № 6. – С. 966-973.
7. 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.
8. Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.
9. Молчанова Т.Г. Транспирация сосны обыкновенной в разных частях кроны // Лесоведение. - 1987. - № 4. – С. 38-45.
10. Монтовид П.Ю. Компенсаційний розподіл хізм в межах репродуктивної системи гібридів F₁ *Solanum melongena* L. // Вісн. Харків. націон. аграрн. у-ту. Сер. Біологія. - 2006. – Вип. 2 (9). – С. 61-65.
11. Монтовид П.Ю., Самовол А.П., Грати М.И. Изменчивость частоты хизм в пределах пыльника у гибридов F₁ баклажана с разной онтогенетической приспособленностью // Вісн. пробл. біол. і мед. – 2002, - № 5. – С. 22-27.
12. Селлин А.А. Гидравлическая архитектура эли европейской // Физиология растений. – 1988. – Т. 35, № 6. – С. 1099 – 1107.
13. Тоцький В.М. Генетика. – Одеса: Астропрінт, 2002. – 712 с.
14. Чубыкин В.Л. Модификация частоты кроссинговера и механизм хромосомного контроля распределения обменов у самок дрозофилы // Генетика. – 1997. – Т. 33, № 9. – С. 1189-1201.
15. Couzin D.A., Fox D.P. Variation in chiasma frequency during tulip anther development // Chromosoma. – 1974. – V. 46. – P. 173-179.
16. Maguire M.P. Clustering of specific crossovers in maize microsporocytes // Genetics. - 1976. - V. 82, № 1. - P. 19-24.
17. Rees H., Naylor R. Developmental variation in chromosome behavior // Heredity. – 1960. – V. 15, № 1. – P. 17-27.

Надійшла до редакції
01.02.2007 р.

CHIASMA FREQUENCY VARIABILITY WITHIN THE ANTHER IN THE SUBCULTURAL VARIETIES AND WILD SPECIES OF TOMATO

P. Yu. Montvid

*Institute of Vegetables and Melon Ukrainian Academy of Agrarian Sciences
(Seleksijne, Kharkiv rg., Ukraine)
V.V. Dokuchaev Kharkiv National Agrarian University
(Kharkiv, Ukraine)*

There are conducted investigations of chiasma distribution along the anther in the subcultural varieties and wild species of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). It is revealed that maximum indices of interstitial chiasma frequency, total chiasma frequency and quantity of non-typical bivalents were observed in the anther free end in comparison with its middle and base. 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 dependence of pollination way.

Key words: *Lycopersicon esculentum* Mill., subcultural varieties and wild species, anther, chiasma, bivalent, bud

МІНЛИВІСТЬ ЧАСТОТИ ХІАЗМ

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЧАСТОТЫ ХИАЗМ В ПРЕДЕЛАХ ПЫЛЬНИКА У ПОЛУКУЛЬТУРНЫХ РАЗНОВИДНОСТЕЙ И ДИКОРАСТУЩИХ ВИДОВ ТОМАТА

П. Ю. Монтвид

*Институт овощеводства и бахчеводства Украинской академии аграрных наук
(с. Селекционное, Харьковская обл. Украина)
Харьковский национальный аграрный университет им. В.В. Докучаева
(Харьков, Украина)*

Проведено исследование распределения хиазм в пределах пыльника у полукультурных разновидностей и дикорастущих видов томата (*Lycopersicon esculentum* Mill.). Установлено, что наибольшие значения частоты интерстициальных хиазм, суммарной частоты хиазм и количества нетипичных бивалентов наблюдались в зоне свободного конца пыльника по сравнению с его серединой и основанием. Сделан вывод, что особенности распределения кроссоверных событий по длине пыльника являются следствием действия эволюционно выработанного механизма компенсаторного контроля преобразования генотипической изменчивости в онтогенезе в зависимости от способа опыления.

Ключевые слова: *Lycopersicon esculentum* Mill., дикорастущие виды и разновидности, пыльник, хиазма, бивалент, бутон