

УДК 631.523:575

ЧАСТОТА ХІАЗМ ЗАЛЕЖНО ВІД ЯРУСУ ПУП'ЯНКА У ГІБРИДІВ F_1 ПЕРЦЮ СОЛОДКОГО ЗА ВПЛИВУ ҐРУНТОВОЇ ПОСУХИ

П.Ю. МОНТВІД

*Інститут овочівництва і баганняництва Національної академії аграрних наук України
62478 п/в Селекційне Харківського р-ну Харківської обл.
e-mail: montvid@mail.ru*

Досліджено вплив ґрунтової посухи на прояв частоти хіазм у пиляках пуп'янків різних ярусів у гібридів F_1 перцю солодкого. В оптимальних і несприятливих умовах виявлено зворотний зв'язок між величиною цього цитологічного параметра та ярусом генеративного органа. При дії стресового чинника під час розвитку пуп'янків першого ярусу частота хіазм (у тім числі інтерстиціальних) збільшувалась, після дії (в пуп'янках другого і третього ярусів) — зменшувалась. За впливу зниженого вологозабезпечення в процесі розвитку генеративних органів третього ярусу відмінностей від контролю не спостерігали. Зроблено висновок, що неоднозначні зміни рекомбінаційних параметрів у межах репродуктивної системи є одним із механізмів збільшення генетичної мінливості для реалізації філогенетичної адаптації.

Ключові слова: *Capsicum annuum* L., гібрид F_1 , ґрунтова посуха, вологозабезпеченість, пуп'янок, ярус, мейоз, частота хіазм.

Вплив ґрунтової посухи на рослини залишається одним із важливих питань фізіологічних і генетико-селекційних досліджень [9]. Внаслідок водного стресу відбуваються істотні зміни гормонального балансу й метаболізму; посуха в період мікроспорогенезу призводить до зростання стерильності пилку та зниження врожаю сільськогосподарських культур [9]. Водночас цей природний чинник протягом онтогенезу впливає на процес рекомбінації, що може зумовити розширення спектра генетичної мінливості й мати адаптивне значення [6]. Так, у рослин томата короткочасна ґрунтова посуха в період передмейозу і мейозу в пуп'янках другого ярусу призводила до істотного зростання середньої частоти хіазм на мейоцит, частки нетипових бівалентів та кількості обмінних порушень, внаслідок чого в гібридів F_2 у двох із чотирьох досліджених локусів зростала частота рекомбінації [9]. У рослин баклажана за впливу зниженої вологозабезпеченості в період розвитку пуп'янків першого ярусу (нижніх) спостерігали збільшення частоти хіазм, у тім числі інтерстиціальних, на материнську клітину пилку [10]. В пиляках генеративних органів другого і третього ярусів ці параметри знижувались. Під час дії ґрунтової посухи в процесі утворення пуп'янків третього ярусу вірогідних змін не виявлено [10]. Загалом автори підтвердили думку щодо необхідності виділення окремого генеративного органа під час визначення частоти кросинговеру на основі маркерного аналізу, оскільки в межах репродуктивної системи рослини рекомбінаційні параметри істотно варіюють [4].

Так, для рослин томата виявлено залежність частоти кросинговеру й рівня рекомбінації від ярусу та локалізації плоду в китиці [4], а прояв більшої генетичної різноманітності спостерігали в потомстві гібридів F_1 , отриманих з насіння верхньої поперечної зони плоду [4]. У рослин тюльпана [13], жита [14], томата [2] й перцю [11] існує градієнт частоти хіазм у межах пиляка.

Отже, навіть за впливу рекомбіногенних чинників не виключені різноякісні зміни частоти кросинговерних подій у межах окремих компонентів репродуктивної системи.

Метою роботи було визначення частоти хіазм за впливу ґрунтової посухи в процесі розвитку пуп'янків першого і третього ярусів у гібридів F_1 перцю солодкого.

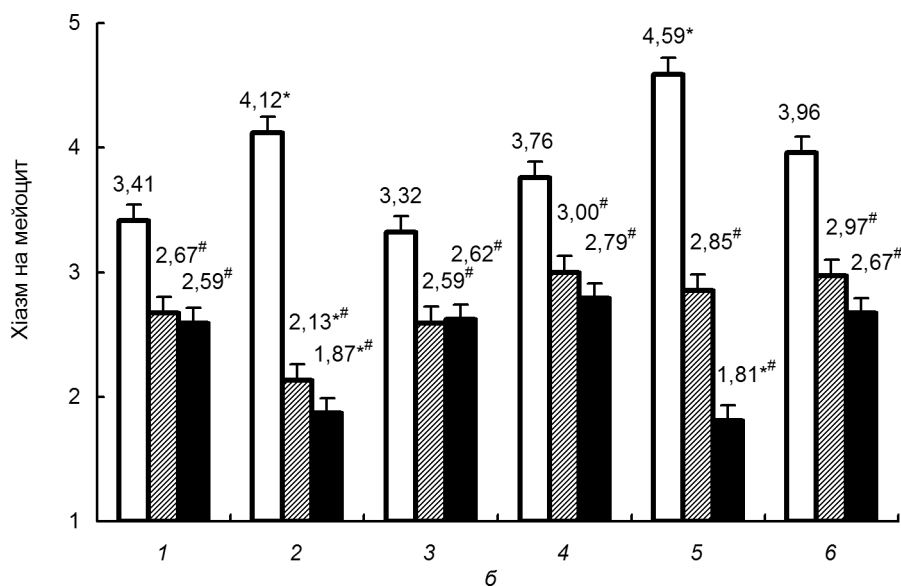
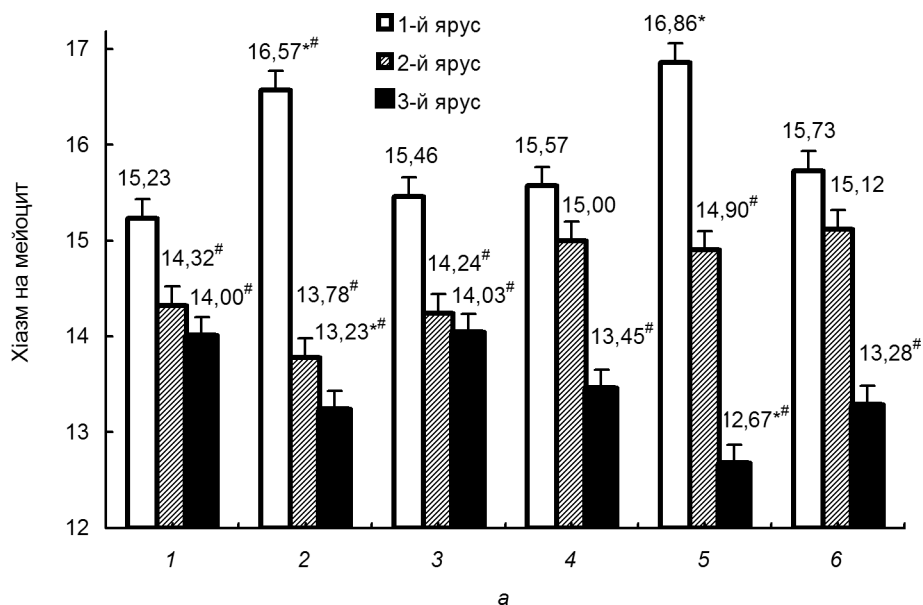
Методика

Гібриди F_1 перцю солодкого (*Capsicum annuum* L., $2n = 24$) Надія × Дружок і Надія × Голубок отримані за загальноприйнятою методикою гібридизації з кастрацією нерозкритих квіток [1]. Гібридні рослини вирощували в посудинах Вагнера [3]. Повторність — шестиразова для контролю та для кожного з двох варіантів досліду. Контрольні рослини вирощували в оптимальних умовах (вологозабезпеченість на рівні 80 % ПВ). Рослини варіантів досліду в період формування першого або третього ярусів генеративних органів переводили на режим зниженого водозабезпечення (на рівні 45 % ПВ) і підтримували його протягом 6 діб [9]. Пуп'янки, які знаходились на стадії передмейозу, на початку впливу ґрунтової посухи етикетували [9]. За досягнення стадії диплотени — діакінезу (розмір 2 мм від основи квітколожа до верхівки пиляка) їх збирали з урахуванням ярусу послідовного вертикального закладання на рослині (від першого, або нижнього, до третього) і фіксували у фіксаторі Кларка (суміш абсолютного етанолу та льодяної оцтової кислоти у співвідношенні 3 : 1), зберігали у 70 %-му розчині етанолу. Частоту хіазм на мейоцит визначали на тимчасових оцтокармінних препаратах пиляків, які перед фарбуванням протягом 1 год витримували в 4 %-му залізоамонійному галуні [5], за допомогою мікроскопа «Микмед-1» (збільшення $\times 800$). Досліджували 6 рослин кожної гібридної комбінації (по 1 пуп'янку з кожного ярусу для однієї рослини), 20 мейоцитів для кожного пуп'янка. Цифрові дані оброблено методами варіаційної статистики. Вірогідність різниці між варіантами визначали з урахуванням *t*-критерію Стьюдента [8]. Множинні порівняння здійснювали з урахуванням поправки Бонферроні [12].

Результати та обговорення

Згідно з результатами досліджень, частота хіазм зі зростанням ярусу пуп'янка в оптимальних умовах зменшувалась, проте у гібрида F_1 Надія × Голубок відмінностей між першим і другим ярусами не виявлено (рисунк, *a*). За впливу зниженого вологозабезпечення в період утворення генеративних органів першого ярусу спостерігався аналогічний ефект, а частота хіазм на мейоцит істотно збільшувалась у пиляках цих пуп'янків порівняно з контролем (див. рисунок, *a*). Післядія чинника призводила до протилежного ефекту — зменшення досліджуваного цитологічного параметра в пуп'янках третього (для обох гібридів) і другого (у гетерозиготних рослин Надія × Голубок) ярусів (див. рисунок, *a*).

ЧАСТОТА ХИАЗМ



Сумарна частота хіазм (а) та частота інтерстиціальних хіазм (б) на мейоцит у пиляках пуп'янків різних ярусів вертикального закладання на рослині за впливу ґрунтової посухи у гібридів F₁ перцю солодкого:

1 — F₁ Надія × Дружок, контроль; 2, 3 — те саме, вплив посухи під час розвитку пуп'янків відповідно першого і третього ярусів; 4 — F₁ Надія × Голубок, контроль; 5, 6 — те саме, вплив посухи під час розвитку пуп'янків відповідно першого і третього ярусів; [#] — відмінності між пуп'янками першого і даного ярусів вірогідні за $p < 0,05$; * — відмінності між контролем і дослідом вірогідні за $p < 0,05$

В іншому варіанті досліду (дія ґрунтової посухи в процесі розвитку пуп'янків третього ярусу) вірогідних змін не спостерігали. Частота хіазм у цьому разі зберігалась на рівні контролю (див. рисунок, а).

Цілком аналогічний розподіл властивий складнику сумарної частоти хіазм на мейоцит — частоті інтерстиціальних хіазм. Досліджуваний параметр у пуп'янках другого і третього ярусів порівняно з першим зменшувався в оптимальних умовах (див. рисунок, б). Дія ґрунтової посухи

під час розвитку перших генеративних органів викликала збільшення частоти інтерстиціальних хіазм, післядія — зменшення для пуп'янків другого (у рослин F_1 Надія \times Дружок) і третього ярусів (незалежно від комбінації) (див. рисунок, б). За впливу екстремального чинника на передмейоз і профазу мейозу в генеративних органах останнього ярусу відмінностей від контролю не спостерігали (див. рисунок, б). Нетипові біваленти (з трьома хіазмами) в незначній кількості (0,09) за оптимальних умов утворювались лише в пиляках пуп'янків першого ярусу гібрида F_1 Надія \times Дружок, проте за впливу ґрунтової посухи в процесі розвитку цих генеративних органів їх кількість збільшувалась до 0,31 і 0,12 (розподіл непараметричний) відповідно для гібридів F_1 Надія \times Дружок і Надія \times Голубок. Післядія чинника призводила до їх утворення в пиляках пуп'янків другого ярусу (0,12 і 0,03 на мейоцит, відмінності між ярусами вірогідні). В умовах ґрунтової посухи ці структури утворювались і в процесі формування генеративних органів третього ярусу (0,03 і 0,05 на мейоцит відповідно для гібридів F_1 Надія \times Дружок і Надія \times Голубок).

Отримані результати можна пояснити так. У результаті аналізу архітектоники репродуктивної системи рослин томата й численних літературних даних Жученко [4] висунув гіпотезу щодо існування генетичного механізму, який каналізує мінливість у межах рослини як єдиного цілого. Перші генеративні органи знаходяться в особливих умовах, оскільки за впливу несприятливих чинників більша атрагувальна здатність до асимілятів зберігається лише у плодів, найближчих до стиглості [4]. У різних видів плоди, які зав'язалися першими, спричинюють обпадання тих, які зав'язалися пізніше [4]. Відомі приклади так званого секторного транспорту асимілятів [4], а також інших речовин, наприклад фітогормонів [7], у межах рослинного організму. Отже, генеративні органи нижнього ярусу знаходяться в особливих умовах: вони досягають раніше і з більшою вірогідністю дають повноцінне насіння. Не виключено, що з цим пов'язана також більша їх чутливість до дії рекомбіногенних чинників [10]. Найбільшу частоту хіазм, у тім числі інтерстиціальних, і нетипових бівалентів — структур, які пов'язують з утворенням нетрадиційних рекомбінантів [6], у досліді ми спостерігали саме в пиляках пуп'янків нижнього ярусу, особливо за впливу ґрунтової посухи, тобто разом із вищою вірогідністю утворення повноцінного насіння в межах першого плоду не виключене збільшення генетичної (рекомбінаційної) мінливості для реалізації філогенетичної адаптації.

Отже, на гібридах F_1 перцю солодкого в цілому підтверджено гіпотезу щодо підвищеної рекомбінаційної сприйнятливості генеративних органів першого ярусу. Частота хіазм зменшується зі збільшенням номера ярусу генеративного органу; за впливу ґрунтової посухи під час утворення пуп'янків першого ярусу, на відміну від пуп'янків третього ярусу, цей параметр істотно зростає.

1. Боос Г.В., Бадина Г.В., Буренин В.М. Гетерозис овощных культур. — М.: Агропромиздат, 1990. — 223 с.
2. Гавриленко Т.А. Особенности поведения хромосом при развитии пыльников у томата // Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства. — 1985. — № 155. — С. 53—55.
3. Гончаренко В.Ю., Бондаренко Г.Л., Белік В.П. Основи дослідної справи // Методика дослідної справи в овочівництві і баштанництві. — Харків: Основа, 2001. — С. 5—29.
4. Жученко А.А. (мол.) Архитектура репродуктивной системы томата. — Кишинев: Штиинца, 1990. — 200 с.
5. Жученко А.А., Грати В.Г., Андрищенко В.К., Грати М.И. Индуцирование хромосомных перестроек и локализация генов, контролируемых 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., Король А.Б. Рекомбинация в эволюции и селекции. — М.: Наука, 1985. — 400 с.
 7. Кузьмина Г.Г. Баланс эндогенных ИУК и АБК в листьях и репродуктивных органах на поздних стадиях онтогенеза растений // Физиология растений. — 1997. — **44**, № 5. — С. 769—774.
 8. Лакин Г.Ф. Биометрия. — М.: Высш. шк., 1990. — 352 с.
 9. Лисовская Т.П. Влияние почвенной засухи на рекомбинацию и селективную элиминацию у томата: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Санкт-Петербург, 1994. — 19 с.
 10. Монтвид П.Ю. Компенсаційний розподіл хіазм в межах репродуктивної системи гібридів *F₁ Solanum melongena L.* // Вісн. Харків. аграр. ун-ту. Сер. Біологія. — 2006. — Вип. 2. — С. 61—65.
 11. Монтвид П.Ю. Розподіл хіазм в межах пиляка у представників роду *Capsicum L.* // Цитологія і генетика. — 2009. — № 3. — С. 10—14.
 12. Орлов А.И. Прикладная статистика. — М.: Экзамен, 2004. — 656 с.
 13. Souzin D.A., Fox D.P. Variation in chiasma frequency during tulip anther development // Chromosoma. — 1974. — **46**. — P. 173—179.
 14. Jones G.H. Correlated components of chiasma variation and the control of chiasma distribution in rye // Heredity. — 1974. — **32**, N 3. — P. 375—387.

Отримано 06.04.2010

ЧАСТОТА ХИАЗМ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ЯРУСА БУТОНА У ГИБРИДОВ F_1 ПЕРЦА СЛАДКОГО ПОД ВЛИЯНИЕМ ПОЧВЕННОЙ ЗАСУХИ

П.Ю. Монтвид

Институт овощеводства и бахчеводства Национальной академии аграрных наук Украины, п/о Селекционное Харьковской обл.

Исследовано влияние почвенной засухи на проявление частоты хиазм в пыльниках бутонных разных ярусов у гибридов F_1 перца сладкого. В оптимальных и неблагоприятных условиях выявлена обратная связь между величиной данного цитологического параметра и ярусом генеративного органа. При действии стрессового фактора во время развития бутонных первого яруса частота хиазм (в том числе интерстициальных) возрастала, после действия (в бутонах второго и третьего ярусов) — уменьшалась. Под влиянием пониженной влагообеспеченности в процессе развития генеративных органов третьего яруса отличий от контроля не наблюдали. Сделан вывод, что неоднозначные изменения рекомбинационных параметров в пределах репродуктивной системы являются одним из механизмов увеличения генетической изменчивости для реализации филогенетической адаптации.

SOIL DROUGHT INFLUENCE ON CHIASMA FREQUENCY IN DEPENDENCE ON BUD'S TIER OF F_1 PEPPER HYBRIDS

P.Yu. Montvid

Institute of Vegetables and Melon, National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine
Seleksijne, Kharkiv rg., 62478, Ukraine

Soil drought influence on chiasms frequency manifestation in buds of different tiers of F_1 pepper hybrids was investigated. In optimal and stress conditions it was revealed negative correlation between investigated parameter and tier of generative organ. Chiasma frequency increased as a result of stress factor action during first buds development and decreased in buds of second and third tiers as a result of post-action. There were no differences from the control as a result of lowered water supply action during development of third tier generative organs. It was concluded that no synonymous changes of recombinative parameters are one of the mechanisms of genetic variability increase to realization of phylogenetic adaptation.

Key words: *Capsicum annuum L.*, F_1 hybrid, soil drought, water supply, bud, tier, meiosis, chiasma frequency.