

П.Ю. МОНТВІД

Інститут овочівництва і баштанництва УААН,
п/в Селекційне Харківської обл.
E-mail: montvid@mail.ru

ПРОЯВ ЧАСТОТИ ХІАЗМ В МЕЙОЦИТАХ ПОПЕРЕКОВИХ СЕКЦІЙ ПИЛЯКА У ПРЕДСТАВНИКІВ РОДУ *CAPSICUM L.*



Проведено дослідження частоти хіазм в мейоцитах трьох поперекових зон (вільний кінець, середина, основа) пиляка у представників роду Capsicum. Виявлено, що найбільші значення сумарної частоти хіазм спостерігалися в мейоцитах вільного кінця пиляка в порівнянні з його серединою та основою. Зроблено висновок, що особливості розподілу кросоверних подій вздовж пиляка є результатом його анатомічної будови.

© П.Ю. МОНТВІД, 2009

Вступ. Формування спектра доступної для добору генотипічної мінливості часто пов'язане з процесом кросинговеру, що надає можливість збільшення частоти корисних рекомбіантів в розщеплюваних популяціях [1]. На жаль не виключена можливість втрати істотної частки селекційно-цінних форм завдяки значному варіюванню рекомбінаційних параметрів в межах репродуктивної системи рослини та її структурних елементів (пиляка, зав'язі, генеративних органів різних ярусів вертикальної закладки) [2].

Дослідження з даної проблеми вкрай обмежені й стосуються лише окремих видів рослин. Так, у томата виявлено прояв більшої генетичної різноманітності в потомствах, одержаних з насіння верхньої поперекової зони плоду [3], що пояснюється, очевидно, генетичними відмінностями між насіннебруньками різних частин зав'язі [2]. Існування градієнта з частоти хіазм в межах пиляка виявлено у тюльпана [4], жита [5], баклажана [6], культурного [7] й дикорослих [8] видів томата. У кукурудзи просторово угруповані («кластеризовані») материнські клітини пилку відрізнялися близькими значеннями цитологічних параметрів мейозу [9]. Слід зазначити також, що у томата, тюльпана й баклажана даний показник має найбільші значення в зоні вільного кінця пиляка, а у жита – в районі його основи. Між частотою хіазм на мейоцит у гібридів F_1 томата і спектром генотипічної мінливості в F_2 , одержаному при запиленні пилком, який сформовано в різних зонах даної генеративної структури, встановлено тісний зв'язок [10]. Згідно з думкою авторів це свідчить проти терміналізації хіазм як можливого механізму виявленого явища [10]. Більш того, на даний час практично доведено відсутність терміналізації, що збільшує актуальність таких цитогенетичних досліджень [11, 12]. У 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 – в зоні верхньої поперекової секції пиляка від ступеня онтогенетичної пристосованості [6]. Таким чином, не виключено, що варіювання рекомбінаційних показників в межах пиляка є закономірним і може бути одним з механізмів філогенетичної (генетичної) адаптації.

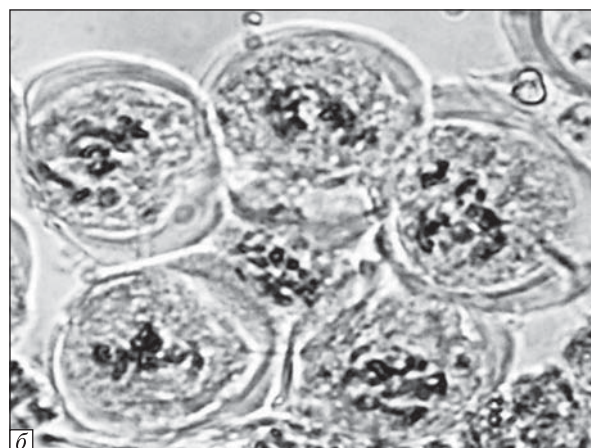
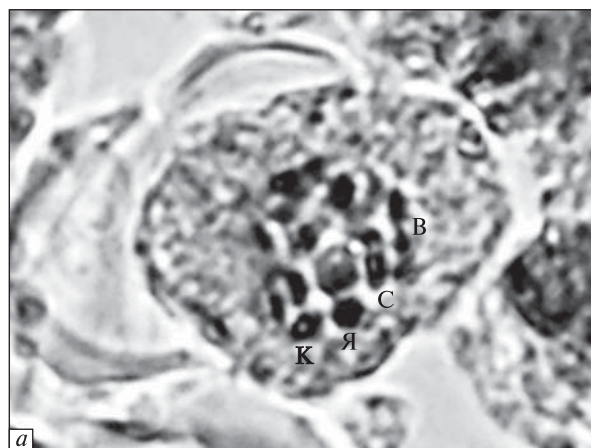
Метою роботи було дослідження прояву частоти хіазм в мейоцитах трьох поперекових зон пиляка у представників роду *Capsicum*.

Матеріали і методи. Дослідження проводили впродовж 2006–2007 рр. Рослини культурного й дикорослих видів перцю *Capsicum annuum* L., *C. chinense* Jacq., *C. chacoense* Huns., *C. frutescens* L., *C. baccatum* L. (всі види мають набір хромосом $2n = 24$) вирощували в умовах захищеного ґрунту. Пуп'янки діаметром до 2 мм тримали в фіксаторі Кларка (суміш абсолютного етанолу та льодяної оцтової кислоти у співвідношенні 3 : 1) протягом однієї доби, зберігали в 70%-ному етанолі. Частоту хіазм на мейоцит, кількість нетипових бівалентів (з трьома хіазмами) визначали на стадії раннього діакінезу профазы I (рисунок), використовуючи мікроскоп «Микмед-1» (збільшення $\times 800$), на тимчасових оцтокармінних препаратах пиляків, які перед фарбуванням витримували впродовж 1 год в 4%-ному залізоамонійному галуні [13]. Пиляки під бінокулярним мікроскопом МБС-10 розділяли на три рівні поперекові зони, або секції, – основу, середину та вільний кінець (верхівка). Досліджували 5 рослин кожного виду (по три пуп'янки для однієї рослини), 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 [14]. Достовірність різниці між окремими секціями пиляка за даними показниками обчислювали на основі медіанного критерію, за сумарною частотою хіазм на мейоцит – t-критерію Ст'юдента з урахуванням поправки Бонферроні [14].

Результати досліджень та їх обговорення. Згідно з результатами наших досліджень у *Capsicum annuum* найбільші значення сумарної частоти хіазм виявлено в зоні вільного кінця пиляка (таблиця). Прояв такого ефекту був закономірним для інших досліджених видів, лише у *C. chinense* в 2007 р. відмінності між верхівкою та основою пиляка були недостовірними. Залежність частоти інтерстиціальних хіазм від локалізації материнських клітин пилку виявлено в 2006 р. у *C. chacoense* (відмінності між верхівкою та серединою достовірні), в 2007 р. – у *C. baccatum* (відмінності між верхівкою та

основою достовірні) й незалежно від року дослідження – у *C. baccatum* (відмінності між верхівкою та основою достовірні). Аналогічна закономірність простежувалась для кількості нетипових бівалентів на мейоцит в 2007 р. у *C. annuum* і *C. chinense* (величина досліджуваного параметра була найбільшою в зоні вільного кінця пиляка). Прояв спрямованих змін даного показника у *C. chacoense* й *C. frutescens* не залежав від року досліджень (таблиця).

Таким чином, можна зазначити, що найбільші значення сумарної частоти хіазм, а також (з меншою вірогідністю) кількості нетипових бівалентів і частоти інтерстиціальних хіазм у представників роду *Capsicum* спостерігаються



Мейоцити представників роду *Capsicum* на стадії раннього діакінезу: а – *Capsicum annuum* ($\times 1350$); б – *C. baccatum* ($\times 800$); В – відкритий бівалент, К – кільцевий бівалент, С – бівалент, який складає пара супутничних хромосом, що на даний момент не бере участь у формуванні ядерця, Я – бівалент, який утворює ядерце

Розподіл хіазм в межах пиляка у видів роду *Capsicum* (2006–2007 рр.)

Рік дослідження і секція пиляка	Частота хіазм на мейоцит		Кількість нетипових бівалентів (\bar{x})
	сумарна ($\bar{x} \pm m_x$)	інтерстиціальних (\bar{x})	
<i>Capsicum annuum</i> (сорт Голубок)			
2006			
верхівка	14,55 ± 0,23**,***	3,90	0,33
середина	12,86 ± 0,18	1,64	0,07
основа	12,34 ± 0,16	1,0	0
2007			
верхівка	16,58 ± 0,10**,***	3,98	0,52**,***
середина	14,80 ± 0,18	2,70	0,16*
основа	14,17 ± 0,15	3,63	0,10*
<i>Capsicum chinense</i>			
2006			
верхівка	15,23 ± 0,20**,***	3,63	0,72
середина	12,80 ± 0,16	1,10	0,10
основа	13,44 ± 0,18	1,27	0
2007			
верхівка	16,08 ± 0,18**	3,54	0,32*,**,***
середина	14,58 ± 0,09	2,66	0,09*
основа	15,71 ± 0,14	3,30	0,13*
<i>Capsicum chacoense</i>			
2006			
верхівка	14,30 ± 0,20**,***	3,10**,**	0,41**,***
середина	13,0 ± 0,27	2,05*	0*
основа	13,20 ± 0,21	2,19*	0,08*
2007			
верхівка	17,21 ± 0,24**,***	4,19	0,39*,**,***
середина	15,23 ± 0,12	3,08	0,23*
основа	14,12 ± 0,16	3,06	0,03*
<i>Capsicum frutescens</i>			
2006			
верхівка	14,83 ± 0,21**,***	4,31**,***	0,54*,**
середина	13,57 ± 0,23	3,0*	0,11*
основа	12,91 ± 0,15	2,65*	0*
2007			
верхівка	17,17 ± 0,15**,***	5,69**,***	0,39*,**,***
середина	15,96 ± 0,23	3,29*	0,23*
основа	14,42 ± 0,10	2,45*	0,10*
<i>Capsicum baccatum</i>			
2006			
верхівка	14,55 ± 0,18**,***	2,34	0
середина	12,82 ± 0,12	1,08	0
основа	12,68 ± 0,11	1,75	0
2007			
верхівка	16,55 ± 0,17**,***	4,74**,***	0,26
середина	15,07 ± 0,13	2,84*	0,10
основа	13,90 ± 0,13	2,02*	0,03

* Прояв даного показника з непараметричним розподілом достовірно залежить від локалізації мейоцитів в межах пиляка ($p < 0,05$). **,*** Відмінності між верхівкою та серединою (**), верхівкою та основою (***) пиляка достовірні при $p < 0,05$ відповідно.

в зоні вільного кінця пиляка. Це добре узгоджується з даними, одержаними раніше для інших видів родини *Solanaceae* – томата [7], його напівкультурних різновидностей і дикорослих видів [8] та баклажана [6]. Вважається, що одним із можливих механізмів формування спрямованих змін частоти рекомбінації в межах репродуктивної системи або її структур є генетично запрограмоване диференційоване надходження асимілятів в генеративні органи [2]. 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, у багатьох видів рослин існує нерівномірний розподіл фітогормонів та живильних речовин, різна гідравлічна провідність ксилеми та інтенсивність транспірації [15–17]. В процесі розвитку пиляка томата асиміляти надходять спочатку в основу, потім у середину й верхівку [2]. Їх транспорт забезпечується в основному за рахунок міжклітинних зв'язків, утворених ендоплазматичною сіткою [18]. Незважаючи на це, концентрація живильних речовин в зоні вільного кінця пиляка мінімальна [2].

Відомо, що трофічні та регуляторні чинники впливають на частоту кросинговеру, при цьому відхилення від норми призводить до зростання частоти кросоверних подій в мейозі [1]. 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 [10].

Інша наявна в літературних джерелах гіпотеза свідчить про вікову залежність частоти рекомбінації [1]. Дійсно, не виключено, що найбільша частота хіазм властива клітинам, що вступають в мейоз першими [1]; у пасльонових вони розташовані в зоні вільного кінця, а у жита – в районі основи пиляка [1]. Не виключено також, що просторово угруповані («кластеризовані») мейоцити, які можуть утворюватися внаслідок неоднакової рекомбінаційної сприйнятливості, характеризуються

більшою вірогідністю кон'югації та обмінів у відповідних зонах геному [9]. 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 генотипічної мінливості [2, 19]. Згідно з нашими спостереженнями й літературними даними приймочка стовпчика квітки перцю часто знаходиться на рівні вільного кінця пиляка, тобто пилок, який сформовано в даній зоні, має більшу вірогідність запилення [20]. Максимальна частота хіазм, у тому числі інтерстиціальних, та нетипових бівалентів – структур, що часто пов'язують з виникненням нетрадиційних рекомбінантів у наступних поколіннях, спостерігалася у ряді випадків безпосередньо в районі верхівки пиляка. Враховуючи факультативне самозапилення (від 8 до 30 %), властиве представникам роду *Capsicum* [21], це може призводити до збільшення рівня потенційної та доступної для добору мінливості й мати адаптивне значення [1].

Р. Ю. Монтвид

CHIASMA FREQUENCIES IN THE MEIOCYTES OF ANTHER DIAMETRICAL SECTIONS IN *CAPSICUM* SPECIES

Investigations concerning chiasma frequencies in meicytes of three anther zones (free end, middle, base) in the cultivated and wild species of *Capsicum* genus have been carried out. It is revealed that maximum indices of total chiasma frequency were observed in the anther free end in comparison with its middle part and base. The conclusion is drawn that regularities of distribution of recombination indices are the result of the anther anatomy structure.

П. Ю. Монтвид

ПРОЯВЛЕНИЕ ЧАСТОТЫ ХИАЗМ В МЕЙОЦИТАХ ПОПЕРЕЧНЫХ СЕКЦИЙ ПЫЛЬНИКА У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *CAPSICUM L.*

Проведено исследование частоты хиазм в мейоцитах трех поперечных зон (свободный конец, середина, основание) пыльника у представителей рода *Capsicum*. Установлено, что наибольшие значения суммарной частоты хиазм наблюдались в мейоцитах свободного конца пыльника по сравнению с его серединой и основанием. Сделан вывод, что особенности распределения кросоверных событий по длине пыльника являются следствием его анатомического строения.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Жученко А.А., Король А.Б. Рекомбинация в эволюции и селекции. — М.: Наука, 1985. — 400 с.
2. Жученко А.А. (мл.) Архитектура репродуктивной системы томата. — Кишинев : Штиинца, 1990. — 200 с.
3. Алпатов А.В., Юрьева Н.А. Зависимость расщепления в гибридном потомстве F₂ томата от местоположения семян в плоде // Тр. ВНИИ селекции и семеноводства овощных культур. — Херсон, 1975. — С. 9–18.
4. Couzin D.A., Fox D.P. Variation in chiasma frequency during tulip anther development // Chromosoma. — 1974. — **46**. — P. 173–179.
5. Jones G.H. Correlated components of chiasma variation and the control of chiasma distribution in rye // Heredity. — 1974. — **32**, № 3. — P. 375–387.
6. Монтевид П.Ю., Самовол А.П., Грати 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.
7. Гавриленко Т.А. Особенности поведения хромосом при развитии пыльников у томата // Науч.-техн. бюл. ВИР. — 1985. — № 155. — С. 53–55.
8. Монтевид П.Ю. Мінливість частоти хіазм в межах пиляка у напівкультурних різновидів і дикорослих видів томата // Вісн. Харків. нац. аграр. ун-ту. Сер. Біологія. — 2007. — Вип. 1. — С. 95–101.
9. Maguire M.P. Clustering of specific crossovers in maize microsporocytes // Genetics. — 1976. — **82**, № 1. — P. 19–24.
10. 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. — **22**, № 6. — С. 966–973.
11. Tease C., Jones G. Do chiasmata disappear? An examination of whether closely spaced chiasmata are liable to reduction or loss // Chromosome Res. — 1995. — **3**. — P. 162–168.
12. King J., Roberts L.A., Kearsley M.J., Thomas H.M., Jones R.N., Huang L., Armstead I.P., Morgan W.G., King I.P. A Demonstration of a 1:1 correspondence between chiasma frequency and recombination using a *Lolium perenne*/*Festuca pratensis* substitution // Genetics. — 2002. — **161**. — P. 307–314.
13. Жученко А.А., Грати В.Г., Андрющенко В.К., Грати А.А. Индуцирование хромосомных перестроек и локализация генов, контролирующих некоторые хозяйственно ценные признаки в геноме томатов // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. — 1980. — № 4. — С. 24–30.
14. Орлов А.И. Прикладная статистика. — М.: Экзамен, 2004. — 656 с.
15. 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.
16. Молчанова Т.Г. Транспирация сосны обыкновенной в разных частях кроны // Лесоведение. — 1987. — № 4. — С. 38–45.
17. Селлин А.А. Гидравлическая архитектура ели европейской // Физиология растений. — 1988. — **35**, № 6. — С. 1099–1107.
18. Masoidea I., Fatemehfada E. Cytogenetic studies in some species of *Bromus* L., section *Genea* Dum. // J. Genet. — 2005. — **84**, № 2. — P. 189–193.
19. Монтевид П.Ю. Компенсацийний розподіл хіазм в межах репродуктивної системи гібридів F₁ *Solanum melongena* L. // Вісн. Харків. нац. аграр. ун-ту. Сер. Біологія. — 2006. — Вип. 2. — С. 61–65.
20. Боос Г.В., Бадина Г.В., Буренин В.М. Гетерозис овощных культур. — М.: Агрпроомиздат, 1990. — 223 с.
21. Rasmussen K. Pollination of pepper: results from two years experiment // Gartner Tidende. — 1985. — **101**. — P. 830–831.

Надійшла 19.12.07