

П.Ю. МОНТВІД

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

## ВІКОВА ЗАЛЕЖНІСТЬ ПЕРЕБІГУ МЕЙОЗУ У МІЖВИДОВОГО ГІБРИДА $F_1$ *SOLANUM LINNAEUM* L. × × *SOLANUM INCANUM* L.



Проведено дослідження перебігу мейозу у міжвидового гібрида  $F_1$  *Solanum linnaeum* L. × *Solanum incanum* L. на першому й другому роках вегетації. На другому році життя гібридних рослин одержано обнасінені плоди. Кількість унівалентів, тетравалентів й відсоток основних порушень зменшувались із збільшенням віку рослин. Мейоз у батьківських форм був нормальним. Зроблено висновок про зв'язок регулярності мейозу у гетерозигот  $F_1$  *Solanum linnaeum* L. × *Solanum incanum* L. з гібридною природою генотипу, віком й впливом чинників оточуючого середовища.

© П.Ю. МОНТВІД, 2011

**Вступ.** Міжвидова гібридизація залишається одним з важливих методів створення вихідного матеріалу для селекції баклажана, оскільки його дикорослі види й примітивні форми є носіями генів стійкості щодо біотичних і абіотичних чинників [1]. Так, в селекційних програмах використовується вид *Solanum incanum* L., що схрещується з культурним баклажаном *S. melongena* L. як материнська форма [2]. Мейоз міжвидового гібрида  $F_1$  *S. incanum* × *S. melongena* відрізнявся нормальним перебігом з невеликою часткою мейоцитів із порушеннями, фертильність пилку була на рівні 60 % [2, 3].

*Solanum linnaeum* L. (*Solanum sodomaeum*) є джерелом стійкості до вертицильозного в'янення, посухи та засолення ґрунту [4]. Незважаючи на репродуктивні бар'єри, в окремих випадках він схрещується з іншим близьким до баклажана видом, введеним в культуру — *Solanum macrocarpon* L. [5]. Мейоз даного міжвидового гібрида  $F_1$  відбувався з порушеннями [5].

Залучення *S. linnaeum* до гібридизації з *S. melongena* обмежене завдяки несумісності й високому вмісту в плодах речовин вторинного походження, наприклад, глюкоалкалоїдів [5]. Незважаючи на це, останні дані свідчать про доцільність використання цього виду в селекції баклажана, а також можливість одержання гібридів на основі ембріокультури й соматичної гібридизації [4]. Разом з тим для інтрогресії господарсько-цінних ознак *S. linnaeum* в геном культурного виду можна застосувати метод посередника, ефективний в селекції пасльонових культур [7], наприклад, його гібридизацію з *S. incanum* й подальше залучення одержаного гібрида до схем простих або складних схрещувань.

Для успішної селекційної роботи необхідно подолання стерильності міжвидових гетерозигот [8]. Простим і доступним способом підвищення фертильності міжвидових гібридів  $F_1$  баклажана є продовження вегетаційного періоду в різних умовах середовища [8], проте особливості перебігу мейозу у гібрида *Solanum linnaeum* L. × *S. incanum* L. в процесі вегетації в зв'язку з її продовженням й плодоутворенням залишаються дослідженими недостатньо.

Метою досліджень було подолання стерильності міжвидового гібрида  $F_1$  *Solanum linnaeum* L. × *S. incanum* L. шляхом продовження вегетаційного періоду й дослідження перебігу мейозу залежно від віку рослин.

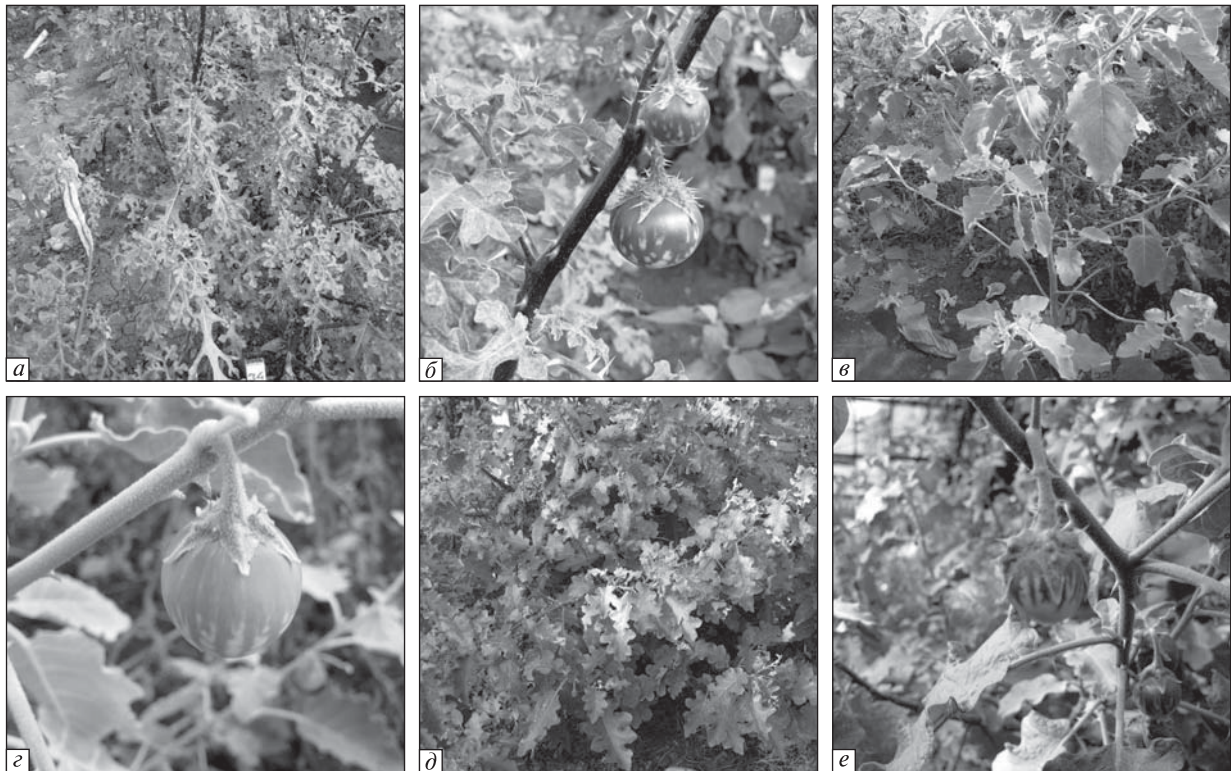


Рис. 1. Листок, суцвіття й плоди батьківських форм і міжвидового гібрида F<sub>1</sub> *Solanum linnaeum* L. × *Solanum incanum* L.: а – *Solanum linnaeum* L., загальний вигляд; б – *Solanum linnaeum* L., гілка з плодом; в – *Solanum incanum* L., загальний вигляд; г – *Solanum incanum* L., гілка з плодом; д – гібрид F<sub>1</sub> *Solanum linnaeum* L. × *Solanum incanum* L., загальний вигляд; е – гібрид F<sub>1</sub> *Solanum linnaeum* L. × *Solanum incanum* L., гілка з плодом

**Матеріали і методи.** Для гібридизації були залучені зразки видів *Solanum linnaeum* L. і *S. incanum* L., люб'язно надані Marie-Christine Daunay (INRA, Montfavet-Cedex, France), які вирощували в умовах захищеного ґрунту. Схрещування з кастрацією нерозкритих квіток здійснювали за загальноприйнятою методикою [9]. Одержані гібриди наприкінці першого року вегетації пересаджували у вегетаційні посудини й вирощували в умовах лабораторії, у травні наступного року знов висаджували в теплицю. Пуп'янки довжиною до 5–6 мм від основи квітколожа до верхівки пиляка збирали на початку цвітіння (перший і другий роки життя), перед пересадкою у вегетаційні посудини й на початку плодоутворення (на другому році життя), тримали у фіксаторі Кларка (суміш абсолютного етанолу та льодяної оцтової кислоти у співвідношенні 3:1) впродовж однієї доби і зберігали в 70%-ному етанолі. Тимчасові оцтокармінні

давлені препарати пиляків перед фарбуванням витримували протягом 1 год у 4%-ному залізоамонійному галуні [10]. В ранньому діакінезі профазі I визначали кількість відкритих, кільцевих, нетипових бівалентів (з трьома хіазмами), унівалентів, тривалентів і тетравалентів на мейоцит, а також частоту інтерстиціальних хіазм і сумарну, використовуючи мікроскоп «Микмед-1» (збільшення ×1350). На наступних стадіях досліджували частоту основних порушень мейозу – передчасних відходжень унівалентів (хромосом) до полюсів в метафазі I і II, мостів в анафазі I і II, фрагментів в анафазі I і II, мікроядер в телофазі I і II (збільшення ×600–800). Досліджували 5 рослин кожного виду або гібрида, 100 мейоцитів на стадії профазы й 500 – на інших стадіях. Коливання температур фіксували термографом.

Достовірність різниці між пуп'янками залежно від дати фіксації або року життя за кількістю

кільцевих і нетипових бівалентів, унівалентів, три- й тетравалентів, частотою інтерстиціальних хізм на мейоцит (розподіл істотно відрізнявся від нормального) визначали із застосуванням критеріїв Краскела – Уолліса й медіанного [11], за кількістю відкритих бівалентів, сумарною частотою хізм – із застосуванням t-критерію Ст'юдента [12]. Відсоток порушень мейозу порівнювали на основі u-критерію для долей варіант [12]. Множинні порівняння здійснювали з урахуванням поправки Бонферроні [11].

**Результати досліджень та їх обговорення.** Рослини міжвидового гібрида *F<sub>1</sub> Solanum linnaeum L. × S. incanum L.* характеризувалися проявом гетерозису за вегетативною масою, розсіченням листкової пластинки на  $\frac{1}{2}$  її поверхні (у *S. linnaeum* – до серединної жилки, у *S. incanum* розсічення не більше  $\frac{1}{4}$  листкової пластинки), проміжними опушенням й характером антоціанової пігментації стебла (рис. 1, а, в, д). Плоди відрізнялися лише за відтінками й елементами забарвлення, оскільки у батьківських

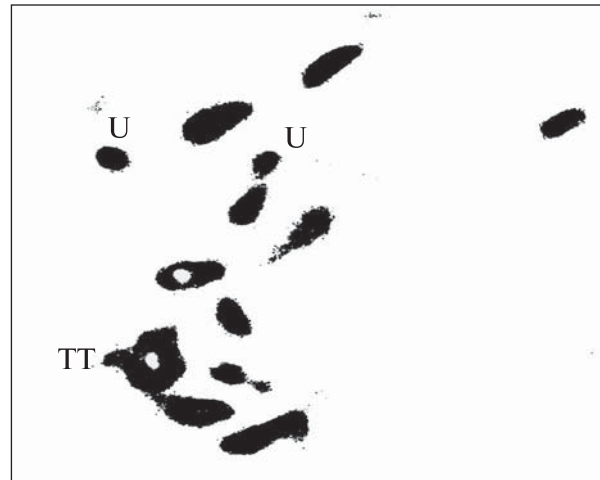


Рис. 2. Діакінез у міжвидового гібрида *F<sub>1</sub>* ( $\times 1350$ ). Мейоцит містить 9 бівалентів, 2 уніваленти, 1 тетравалент; U – унівалент; TT – тетравалент

форм вони подібні (рис. 1, б, г, е). Утворення плодів (з виповненим життєздатним насінням) у міжвидового гібрида (рис. 1, е) ми спостері-

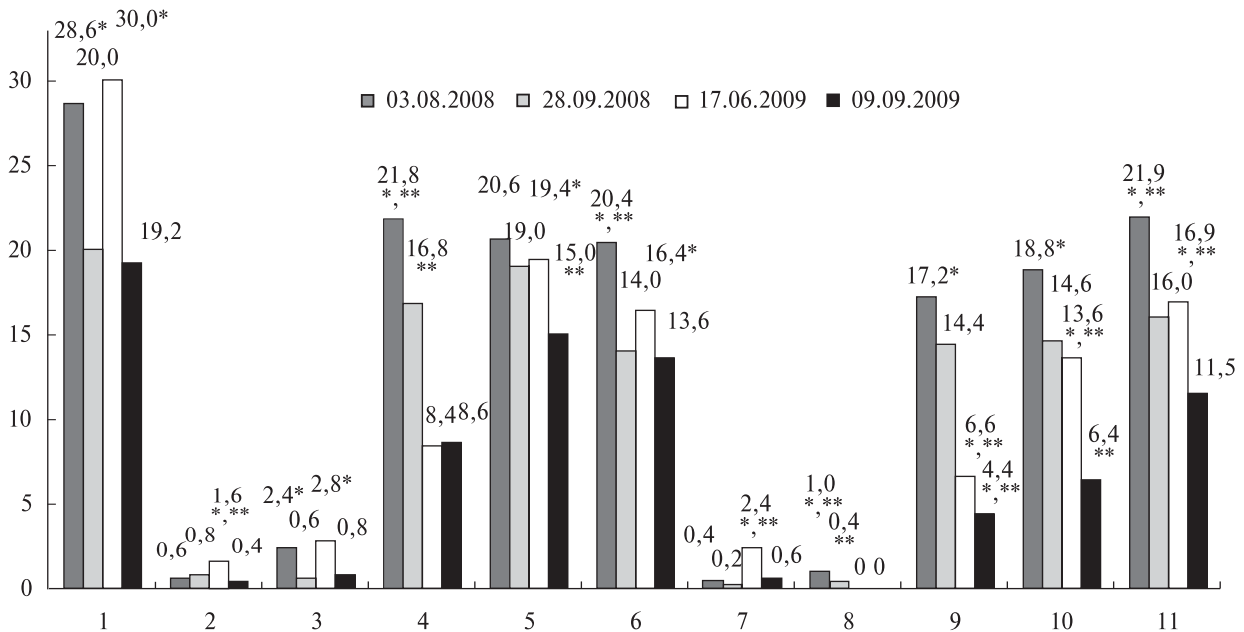


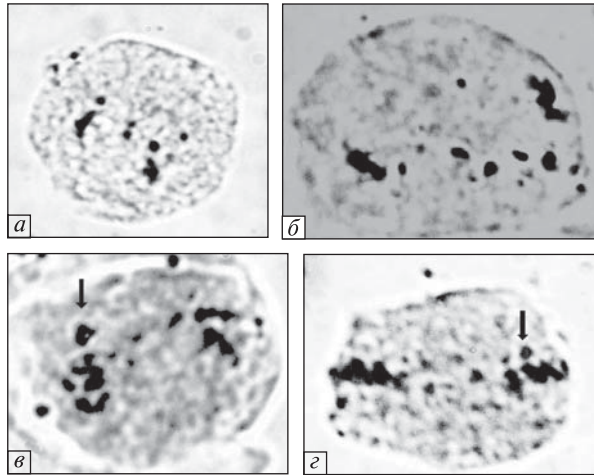
Рис. 3. Прояв порушень мейозу у міжвидового гібрида *F<sub>1</sub> Solanum linnaeum × Solanum incanum*: по вертикалі – частота порушень мейозу (в розрахунку на кількість досліджених мейоцитів на кожній окремій стадії та в сумі, %); по горизонталі – 1 – передчасних відходжень унівалента до полюсу в метафазі I; 2 – мостів в анафазі I; 3 – фрагментів в анафазі I; 4 – відставань хромосом на екваторі в анафазі I; 5 – мікроядер в телофазі I; 6 – передчасних відходжень хромосоми до полюсу в метафазі II; 7 – мостів в анафазі II; 8 – фрагментів в анафазі II; 9 – мікроядер в телофазі II; 10 – відставань хромосом на екваторі в анафазі I; 11 – сумарна частота порушень. \* Відмінності між пуп'янками з різними датами фіксації в межах року достовірні при  $p < 0,05$ . \*\* Відмінності між пуп'янками гібрида *Solanum linnaeum × S. incanum* першого і другого років життя достовірні  $p < 0,05$



Перебіг профазы мейозу у батьківських форм та міжвидового гібрида F<sub>1</sub> *Solanum linnaeum*

Батьківська форма або гібрид	Дата фіксації пуп'янків	Кількість бівалентів на мейоцит		
		відкритих, $\bar{x} \pm m_x$	кільцевих	типу «8»
			$\bar{x}$	
<i>Solanum linnaeum</i> , перший рік життя	3.08.08	9,03 ± 0,15	2,68	0,29 *
	28.09.08	9,78 ± 0,13 *	2,22	0
<i>Solanum linnaeum</i> , перший рік життя	17.06.09	8,04 ± 0,18	3,86 *	0,10
	9.09.09	10,12 ± 0,20 *	1,82	0,06
<i>Solanum incanum</i> , перший рік життя	3.08.08	9,39 ± 0,22	2,51	0
	28.09.08	9,66 ± 0,17	2,34	0
<i>Solanum incanum</i> , перший рік життя	17.06.09	8,31 ± 0,20	3,52 *	0,17
	9.09.09	10,0 ± 0,24 *	1,88	0,11
<i>Solanum linnaeum</i> × <i>S. incanum</i> , перший рік життя	3.08.08	5,54 ± 0,20	1,47	0,08
	28.09.08	6,38 ± 0,29	1,80	0,10
<i>Solanum linnaeum</i> × <i>S. incanum</i> , другий рік життя	17.06.09	4,23 ± 0,20 **	2,88	0,44 *
	9.09.09	8,85 ± 0,24 *,**	1,81	0,09

Примітки. \* Відмінності між пуп'янками з різними датами фіксації в межах року достовірні при  $p < 0,05$ . \*\* Від × *S. incanum* першого і другого років життя достовірні при  $p < 0,05$ . \*\*\* Прояв даної непараметричної ознаки залежить



**Рис. 4.** Порушення мейозу у гібрида F<sub>1</sub> *Solanum linnaeum* L. × *Solanum incanum* L.: а, б – відставання хромосом на екваторі в анафазі I, викиди хромосом (а), ланцюжок з хромосом (б); в, з – аномалії, пов'язані з викидами хромосом, стадії телофазы I (в) і метафазы II (з). Утворення мікроядра в телофазы I (в). Збільшення ×1350 (б, в) і ×800 (а, з)

гали лише на початку вересня 2009 р. (на другому році життя).

В профазі I мейозу рослин F<sub>1</sub> *Solanum linnaeum* L. × *S. incanum* L. утворювались уніва-

ленти, триваленти і тетраваленти (рис. 2), частота хіазм знижувалась в порівнянні з батьківськими формами (таблиця). На другому році життя, особливо в період плодоутворення (вік рослин 511 діб), відбувалося зниження частоти унівалентів і тетравалентів. Кількість відкритих бівалентів і частота хіазм, у тому числі інтерстиціальних, зростала. Сумарна частота порушень мейозу знижувалась від 21,9 % на початку цвітіння (вік рослин 109 діб) на першому році життя до 11,5 % в період плодоутворення на другому році вегетації (рис. 3). Встановлений ефект підтверджувався для її складових – передчасного відходження хромосом в метафазі I (рис. 4, а) і II, фрагментів і відставань в анафазі I (рис. 4, б, в), мікроядер в телофазі I (рис. 4, з) і II (рис. 3). Мейоз у батьківських форм був регулярним, уніваленти й хромосомні асоціації не утворювались (таблиця), частота порушень не перевищувала 3,5 %.

Таким чином, у міжвидового гібрида F<sub>1</sub> зростала регулярність мейозу й відбувалося плодоутворення в кінці другого року життя.

Прояв різної частоти порушень, у тому числі хромосомних асоціацій, не виключено, залежав від негомологічності окремих локусів хромосом [3, 5], впливу умов оточуючого сере-

Вікова залежність перебігу мейозу у міжвидового гібрида *F<sub>1</sub> Solanum linnaeum L. × S. incanum L.*

× *Solanum incanum*

Кількість на мейоцит, $\bar{x}$			Частота хіазм на мейоцит	
уні- вален- тів	три- вален- тів	тетрава- лентів	інтер- стиці- альних $\bar{x}$	сумарна $\bar{x} \pm m_x$
0	0	0	2,49	15,26 ± 0,20 *
0	0	0	1,86	14,22 ± 0,06
0	0	0	2,39	16,06 ± 0,23 *
0	0	0	1,76	13,92 ± 0,17
0	0	0	2,39	14,51 ± 0,23
0	0	0	3,07	14,34 ± 0,09
0	0	0	4,12 *	16,86 ± 0,26 *
0	0	0	2,05	14,09 ± 0,24
5,20	0,07	1,10	0,46	8,72 ± 0,24
3,0	0,14	1,0	0,24	10,28 ± 0,21 *
4,66 *	0,11	0,50	1,17	11,31 ± 0,22 *, **
1,84	0,03	0,16 ***	1,61 ***	12,74 ± 0,26 *, **

мінності між пуп'янками гібрида *Solanum linnaeum* × від віку рослин при  $p < 0,05$  (для міжвидового гібрида).

довища [13], віку рослин [8]. Так, 2009 р. від-різнявся високими температурами, особливо на початку цвітіння рослин, що відповідає да-ті фіксації пуп'янків 17 червня.

Згідно з результатами аналізу термограм на даному етапі розвитку рослин середньодо-бова температура дорівнювала 31 °С (під час плодоутворення — 24 °С), а максимальні її значення сягали 55 °С.

Саме з дією високих температур ряд авторів пов'язують утворення унівалентів [14, 15], пе-редчасного старіння або порушення метаболі-зму пилкових зерен [13] та зародкових мішків [16]. Так, у нестійкого до дії високих позитив-них температур виду *Solanum torvum* за впливу температурних стресів спостерігали десинапсис й зростання частоти інших аберацій [14]. Ра-зом з тим поява унівалентів свідчить про наяв-ність інверсій або транслокацій між гомологіч-ними хромосомами [15], які пов'язують зі сте-рильністю мікро- і мегаспор [15].

Вікову залежність перебігу мейозу встанов-лено для ряду рослинних видів [17]. Утворення обнасінених плодів у міжвидових гібридів у ряді випадків пов'язують із ступенем розвитку рослин [8]. Збільшення частоти унівалентів, тетравалентів та інших порушень мейозу в пи-

ляках пуп'янків у міжвидового гібрида *F<sub>1</sub> Solanum linnaeum* × *S. incanum* може бути обу-мовленим як гібридною природою генотипу, так і впливом чинників внутрішнього й оточу-ючого середовищ.

Таким чином, підтверджено ефективність прийому продовження вегетації рослин *F<sub>1</sub> Solanum linnaeum* × *S. incanum* з метою підвищен-ня фертильності гібрида. Із збільшенням віку рослин зростає регулярність мейозу — знижу-ється частота порушень й підвищується частота хіазм на мейоцит.

*P. Yu. Montvid*

MEIOSIS PASSING AGE DEPENDENCE IN  
*SOLANUM LINNAEUM L. × SOLANUM INCANUM L.*  
*F<sub>1</sub> INTERSPECIFIC HYBRID*

Meiosis passing in the first- and second-year-plants of *F<sub>1</sub> interspecific hybrid Solanum linnaeum L. × Solanum incanum L.* has been carried out. Fruit with seeds were formed during a second year of vegetation. The quantities of uni- and tetraivalents and main disorders frequency lowered with plant age. Meiosis in parental forms was normal. The conclusion was drawn about *F<sub>1</sub> Solanum linnaeum L. × Solanum incanum L.* meiosis regularity connection with heterozygous geno- type, influence of environmental factors and plant age.

*П. Ю. Монтвид*

ВОЗРАСТНАЯ ЗАВИСИМОСТЬ ПРОХОЖДЕНИЯ  
МЕЙОЗА У МЕЖВИДОВОГО ГИБРИДА *F<sub>1</sub>*  
*SOLANUM LINNAEUM L. × SOLANUM INCANUM L.*

Проведены исследования прохождения мейоза у межвидового гибрида *F<sub>1</sub> Solanum linnaeum L. × Solanum incanum L.* на первом и втором годах вегетации. На втором году жизни растений получены осемененные плоды. Количество унивалентов, тетравалентов и процент основных нарушений уменьшились с увеличением возраста растений. Мейоз у родительских форм был нормальным. Сделан вывод о связи регулярности мейоза у гетерозигот *F<sub>1</sub> Solanum linnaeum L. × Solanum incanum L.* с гибридной природой генотипа, возрастом и влиянием факторов внешней среды.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Sekara A., Cebula S., Kunicki E. Cultivated eggplants — origin, breeding objectives and genetic resources, a review // *Folia Hort.* — 2007. — **19**, № 1. — P. 97–114.
2. Baksh S. Cytogenetic studies on the *F<sub>1</sub> hybrid Solanum incanum L. × Solanum melongena L.* variety Giant of Banaras // *Euphytica.* — 1979. — **28**, № 3. — P. 793–800.
3. Siddiqui B.A., Mujeeb-ur-Rehman Interrelationship

- between *Solanum incanum* and *Solanum melongena* along with their interspecific hybrid // J. Indian Bot. Soc. – 1998. – 77, № 1/4. – P. 91–93.
4. Topino L., Acciari N., Mennella G., Lo Scalzo R., Rotino G.L. Introgression breeding of eggplant (*Solanum melongena* L.) by combining biotechnological and conventional approaches // Proc. 53rd Italian Soc. Agricult. Genet. Annual Congr. – Torino, 2009. – P. 3.
  5. Kenya B.U., Zarasco J.F. Crossability and cytological studies in *Solanum macrocarpon* and *Solanum linnaeum* // Euphytica. – 1995. – 86, № 1. – P. 18.
  6. Masateru O., Nishimura K., Keita S., Takeshi F., Keiji I., Hitoshi Y., Tsuyoshi I., Toshihiro N. Steroidal glycosides from the underground parts of *Solanum sodomaeum* // Chem. Pharm. Bull. – 2006. – 54, № 2. – P. 230–233.
  7. Picy B., Herraiz J., Nuez F. *Lycopersicon chilense* – derived bridge lines for introgressing *L. peruvianum* traits into the esculentum genome // Rep. Tomato Genet. Coop. – 2000. – № 50. – P. 30–33.
  8. Лудилов В.А. Способ повышения фертильности межвидовых гибридов баклажан // С.-х. биология. – 1974. – 9, № 6. – С. 32–34.
  9. Боос Г.В., Бадина Г.В., Буренин В.А. Гетерозис овощных культур. – М.: Агропромиздат, 1990. – 223 с.
  10. Жученко А.А., Грати В.Г., Андрющенко В.К., Грати М.И. 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.
  11. Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высш. шк., 1990. – 352 с.
  12. Орлов А.И. Прикладная статистика. – М.: Экзамен, 2004. – 656 с.
  13. Tang Ri-Sheng, Zheng Jian-Chu, Jin Zhi-Qing, Zhang Da-Dong, Huang Yi-Hong, Chen Liu-Gen. Possible correlation between high temperature-induced floret sterility and endogenous levels of IAA, GAs and ABA in rice (*Oryza sativa* L.) // Plant Growth Reg. – 2008. – 54, № 1. – P. 37–43.
  14. Karihaw J.L. Desynapsis to temperature stress in three species of *Solanum* L. // Cytologia. – 1991. – 56, № 4. – P. 603–611.
  15. Смирнов В.Г. Цитогенетика. – М.: Наука, 1991. – 247 с.
  16. Peet M.M., Willits D.H., Gardner R. Response of ovule development and post-pollen production processes in male-sterile tomatoes to chronic, sub-acute high temperature stress // J. Exp. Bot. – 48, № 1. – P. 101–111.
  17. Жученко А.А. Архитектура репродуктивной системы томата. – Кишинев : Штиинца, 1990. – 200 с.

Надійшла 11.01.10