

УДК 631.523:575 + 631.523:576.3

ПРОЯВ ЧАСТОТИ ХІАЗМ У ГІБРИДІВ F₁ КАВУНА З РІЗНОЮ ПРИСТОСОВАНІСТЮ ДО УМОВ КОНКУРЕНЦІЇ ТА ЗНИЖЕНОГО ВОЛОГОЗАБЕЗПЕЧЕННЯ

© 2008 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 цитологічних критеріїв, які характеризують процес кросинговеру (частота інтерстиціальних хіазм, сумарна частота хіазм), у гібридів F₁ кавуна з різною онтогенетичною пристосованістю. У рослин низькопристосованих гетерозигот виявлено зростання частоти хіазм в екстремальних умовах. Зроблено висновок про збільшення частоти кросинговерних обмінів у гібридів з низькою онтогенетичною пристосованістю, що може бути механізмом формування додаткового спектра генотипної мінливості у наступних поколіннях.

Ключові слова: *Citrullus lanatus*, гібрид F₁, онтогенетична пристосованість, частота хіазм, інтерстиціальна хіазма, кросинговер

Актуальною проблемою сучасної екологічної генетики є зв'язок онтогенетичної пристосованості гібридів F₁ і спектра генотипної мінливості в їх потомствах [5]. Певним кроком до її розв'язання стала гіпотеза О.О. Жученка про буферну роль високої онтогенетичної пристосованості в процесі вивільнення додаткового спектра генотипної мінливості, яку було підтверджено на ряді рослинних об'єктів [2]. Так, в потомствах низькопристосованих гібридів F₁ томата було встановлено зростання частоти трансгресій за основними господарсько цінними ознаками, відібрано нові нетрадиційні форми з гроноподібною китицею та високою врожайністю [11]. Для цього виду показано тісний зв'язок ступеня онтогенетичної пристосованості з гетерозисом [12]. Аналогічний ефект виявлено для перцю солодкого й баклажана. У даному випадку описано існування істотних відмінностей між потомствами високо- й низькопристосованих гетерозигот, одержаними з насіння плодів різних ярусів їх вертикальної закладки на рослинах F₁ [10, 14].

Не менш важливим є дослідження генетичних механізмів, які призводять до формування неоднакової мінливості кількісних ознак в потомствах даних гетерозигот. Так, у гібридів F₁ томата з низькою онтогенетичною пристосованістю виявлено підвищення частоти рекомбінації, що підтверджено при аналізі кросинговеру як в маркованих локусах, так і на рівні прояву хіазм [11]. У низькопристосованих гібридів F₁ томата і баклажана, на відміну від високопристосованих, частота порушень мейозу залишалася високою на стадіях II поділу, що свідчить про знижену ефективність роботи системи репарації пошкоджень [10, 13]. Інша гіпотеза пояснює утворення нетрадиційних рекомбінантів за рахунок зниження точності кросинговеру, зростання частоти обмінних порушень та зменшення інтерференції кросоверних обмінів [8]. Не виключено також існування залежності активності ряду ключових ферментів від пристосованості в онтогенезі внаслідок змін експресії структурних генів, що також впливає на процеси філогенетичної адаптації [7]. Протилежний результат – позитивний зв'язок між проявом гетерозису за господарсько цінними ознаками й частотою хіазм виявлено для бобів овочевих [18].

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

Проте, цитогенетичні механізми перетворення потенційної генотипної мінливості в доступну у перехреснозапильних рослин залишаються дослідженими недостатньо.

Метою роботи було дослідження прояву хіазм у гібридів F_1 кавуна з різною онтогенетичною пристосованістю.

МЕТОДИКА

Дослідження проводили в 2006-2007 рр. Гібриди F_1 кавуна (*Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum. et Nakai., $2n = 22$), надані селекціонером Сергієнком О.В., одержували за загальноприйнятою методикою гібридизації з кастрацією нерозкритих жіночих квіток [1]. Набір з 7 гібридів F_1 (з них 6 одержаних на основі однієї материнської форми й 1 - Обрій F_1 – стандарт, внесений до реєстру сортів і гібридів України) щорічно оцінювали за ступенем онтогенетичної пристосованості за методикою [2, 9], модифікованою нами для кавуна. Згідно з нею, гетерозиготні рослини вирощували в посудинах Вагнера (об'єм ґрунту 5 л) в умовах зниженої вологозабезпеченості (на рівні 45 % від повної вологості ґрунту) і підвищеної густоти (3×3 см) за схемою бджолиних стільників, яка забезпечувала однакове оточення рослин однієї комбінації схрещування іншими гібридами. Кожна посудина містила до 40 рослин, по 5-7 рослин окремої гібридної комбінації. Повторність вегетаційного досліду – шестиразова.

При досягненні рослин усіх гібридних комбінацій стадії мейозу визначали ступінь онтогенетичної пристосованості гібридів F_1 на основі оцінки за морфо-статистичними параметрами (висота рослини, маса рослини, кількість листків, кількість пуп'янків). Оцінка на даному етапі зумовлена тим, що конкурентноздатність на ранніх стадіях розвитку тісно й позитивно корелює з продуктивністю, плодючістю, життєздатністю, стійкістю до окремих несприятливих чинників та іншими показниками, які визначають пристосованість генотипів в онтогенезі [17, 19]. Серед набору з 7 F_1 ідентифікували гібридні комбінації з найбільшими, середніми та найменшими значеннями досліджуваних ознак, як високо-, середньо- та низькопристосовані. Контрольні рослини вирощували в оптимальних умовах скляної теплиці. Пуп'янки чоловічих квіток розміром 1 мм фіксували в фіксаторі Кларка (суміш абсолютного етанолу та льодяної оцтової кислоти у співвідношенні 3:1), зберігали в 70% етанолі. Частоту хіазм на мейоцит визначали на тимчасових оцтокармінних препаратах пиляків, які перед фарбуванням витри-

мували протягом 1 години в 4% залізоамонійному галуні [4]. Досліджували 5 рослин кожної гібридної комбінації. Цифрові дані обробляли методами варіаційної статистики. Достовірність різниці між варіантами контролю та досліду визначали за t-критерієм Стьюдента [6].

РЕЗУЛЬТАТИ

Протягом 2006-2007 рр. ідентифіковано як високопристосовані гібриди F_1 Фотон \times Восход, Фотон \times Т.s/2 (2006 р.), Чорногорець \times Sugar baby, Чорногорець \times Ubenica ns44 (2007 р.), середньопристосовані Фотон \times Борчанський, Фотон \times The sun (2006 р.), Чорногорець \times Chocoline WR-65, Чорногорець \times Місцевий (Хакасія) (2007 р.) та як низькопристосовані Фотон \times Північне сяйво, Фотон \times Огоньок (2006 р.), Чорногорець \times Огоньок (2007 р.) (табл. 1). За більшістю кількісних ознак між гібридом-стандартом й дослідженими гібридами виявлено достовірні відмінності, наприклад, за кількістю листків і, що дуже важливо, за кількістю пуп'янків. Слід зазначити також, що між рядом ознак (у гібридних рослин в жорстких конкурентних умовах посудин Вагнера) виявлено достовірні кореляційні зв'язки, що підтверджує ефективність обраного методу для оцінки за ступенем пристосованості в онтогенезі. Так, висота рослини позитивно корелювала з її масою ($r = +0,36 \pm 0,14$), кількістю листків ($r = +0,52 \pm 0,12$) та пуп'янків ($r = +0,88 \pm 0,07$), а кількість листків – з кількістю пуп'янків ($r = +0,67 \pm 0,10$).

Зростання сумарної частоти хіазм в несприятливих умовах відбувалося в 2006 р. у рослин низькопристосованої комбінації схрещування Фотон \times Огоньок (варіанти 3 К і 3 Д, табл. 2) та в 2007 - Чорногорець \times Огоньок (11 К і 11 Д, табл. 2) за рахунок збільшення частоти інтерстиціальних хіазм. Частота термінальних хіазм залишалась незмінною (табл. 2). Винятком був гібрид Фотон \times Північне сяйво, де відбувалося зниження досліджуваних параметрів (табл. 2). Для рослин середньопристосованих гібридних комбінацій в 2006 р. було закономірним підвищення частоти інтерстиціальних хіазм та компенсаторне зниження – термінальних, що не призвело до збільшення їх частоти у сумі (табл. 2). У 2007 р. у гібрида Чорногорець \times Місцевий (Хакасія) (варіанти 12 К, 12 Д, табл. 2) відбувалося зростання кількості всіх досліджених типів хіазм, на відміну від рослин комбінації схрещування Чорногорець \times Chocoline WR-65 (9 К і 9 Д, табл. 2), де частота хіазм залишалась незмінною. У

ПРОЯВ ЧАСТОТИ ХІАЗМ

Таблиця 1

Результати оцінки гібридів F₁ кавуна за ступенем онтогенетичної пристосованості

№	Комбінація	Маса рослини, г	Висота рослини, см	Кількість листків, шт.	Кількість пуп'янків, шт.	Онтогенетична пристосованість
2006 р.						
1	Обрій (стандарт)	1,9 ± 0,5	14,8 ± 2,0	7,5 ± 0,5	3,5 ± 0,4	-
2	Фотон × Північне сяйво	1,3 ± 0,3	13,5 ± 1,5	5,0 ± 0,7*	0,5 ± 0,1*	Низька
3	Фотон × Огоньок	1,3 ± 0,3	13,5 ± 1,2	5,0 ± 0,3*	0,5 ± 0,1*	Низька
4	Фотон × Борчанський	2,3 ± 0,2	13,3 ± 1,0	4,8 ± 0,8*	1,0 ± 0,2*	Середня
5	Фотон × The sup	1,5 ± 0,4	12,3 ± 1,0	5,3 ± 1,0	1,3 ± 0,2*	Середня
6	Фотон × Восход	2,0 ± 0,3	19,8 ± 1,6*	9,3 ± 1,0*	6,8 ± 0,2*	Висока
7	Фотон × Т. s/2	2,7 ± 0,4*	19,8 ± 1,3*	9,3 ± 0,8*	6,8 ± 0,2*	Висока
2007 р.						
8	Обрій (стандарт)	3,5 ± 0,2	14,5 ± 1,0	2,18 ± 0,17	0,83 ± 0,11	-
9	F ₁ Чорногорель × Chosoline WR-65	4,0 ± 0,5	15,2 ± 1,7	2,86 ± 0,31	3,40 ± 0,26*	Середня
10	F ₁ (Чорногорель × F ₁ линия ms)	4,5 ± 0,3*	17,5 ± 1,3	3,70 ± 0,26*	4,0 ± 0,27*	Висока
11	F ₁ Чорногорель × Огоньок	3,8 ± 0,2	11,8 ± 1,6	1,21 ± 0,11*	0,25 ± 0,05*	Низька
12	F ₁ Чорногорель × Місцевий (Хакасія)	3,5 ± 0,1	15,0 ± 2,1	2,58 ± 0,16	3,0 ± 0,15*	Середня
13	F ₁ Чорногорель × Sugar baby	4,0 ± 0,4	19,0 ± 0,9*	5,21 ± 0,34*	4,0 ± 0,24*	Висока
14	F ₁ Чорногорель × Ubelica ns44	4,0 ± 0,3	20,0 ± 1,4*	4,29 ± 0,42*	3,80 ± 0,14*	Висока

Примітка. * - відмінності від стандарту (контролю) достовірні при p < 0,05

Частота хіазм у гібридів F₁ кавуна

Комбі- нація	Онтогенетична пристосованість	Частота хіазм на мейоцит		
		інтерстиціальних	термінальних	сумарна
2006 р.				
1К	-	1,81 ± 0,11	10,56 ± 0,14	12,46 ± 0,18
2К	-	1,91 ± 0,09	11,30 ± 0,21	13,21 ± 0,29
3К	-	1,0 ± 0,04	11,47 ± 0,20	12,47 ± 0,23
4К	-	1,63 ± 0,10	11,10 ± 0,17	12,73 ± 0,21
5К	-	1,54 ± 0,07	11,13 ± 0,23	12,67 ± 0,27
6К	-	1,63 ± 0,12	11,10 ± 0,21	11,73 ± 0,21
7К	-	1,45 ± 0,10	11,10 ± 0,30	12,55 ± 0,33
1Д	-	1,84 ± 0,08	10,96 ± 0,14*	12,80 ± 0,21
2Д	Низька	1,50 ± 0,08*	10,40 ± 0,21*	11,90 ± 0,25*
3Д	Низька	2,17 ± 0,13 *	11,03 ± 0,24	13,20 ± 0,20 *
4Д	Середня	2,17 ± 0,11 *	10,26 ± 0,20*	12,43 ± 0,24
5Д	Середня	2,85 ± 0,15*	10,15 ± 0,32*	13,0 ± 0,31
6Д	Висока	1,0 ± 0,05*	10,10 ± 0,29*	11,10 ± 0,27
7Д	Висока	1,52 ± 0,09	10,27 ± 0,23*	11,79 ± 0,20*
2007 р.				
8К	-	1,97 ± 0,05	11,48 ± 0,21	13,45 ± 0,20
9К	-	1,54 ± 0,08	11,33 ± 0,14	12,87 ± 0,14
10К	-	1,86 ± 0,04	11,14 ± 0,20	13,0 ± 0,21
11К	-	0,89 ± 0,04	11,79 ± 0,23	12,68 ± 0,19
12К	-	1,91 ± 0,09	10,43 ± 0,11	12,34 ± 0,30
13К	-	1,44 ± 0,05	10,53 ± 0,15	11,97 ± 0,15
14К	-	1,65 ± 0,10	10,35 ± 0,20	12,0 ± 0,22
8Д	-	2,01 ± 0,10	11,25 ± 0,19	13,26 ± 0,19
9Д	Середня	1,54 ± 0,11	11,14 ± 0,11	12,68 ± 0,13
10Д	Висока	1,99 ± 0,08	10,83 ± 0,20	12,82 ± 0,24
11Д	Низька	3,26 ± 0,07*	12,01 ± 0,17	15,27 ± 0,26*
12Д	Середня	2,91 ± 0,13*	11,54 ± 0,17*	14,45 ± 0,20*
13Д	Висока	1,67 ± 0,13	9,89 ± 0,22*	11,56 ± 0,21
14Д	Висока	1,93 ± 0,10	10,24 ± 0,19	12,17 ± 0,15

Примітки: К, Д – варіанти контролю та досліду;
Відмінності від контролю достовірні при $p < 0,05$;
Комбінації схрещування див. табл. 1.

високопристосованих гібридів в несприятливих умовах зменшувалась частота термінальних хіазм, за винятком F₁ Чорногорець × Ubenica ns44 (14 К і 14 Д, табл. 2), в окремих випадках – інтерстиціальних або сумарна (варіанти 6 К і 6 Д, 7 К і 7 Д відповідно). В цілому спостерігався достовірний зв'язок між кількісними ознаками рослин F₁, які характеризують їх пристосованість, і цитологічними параметрами мейозу в несприятливих конкурентних умовах: сумарна частота хіазм негативно достовірно корелювала

з висотою рослин ($r = -0,64 \pm 0,10$), кількістю листків ($r = -0,62 \pm 0,11$) та пуп'янків ($r = -0,52 \pm 0,15$), термінальних – з висотою рослин ($r = -0,75 \pm 0,09$) та кількістю пуп'янків ($r = -0,61 \pm 0,12$), частота інтерстиціальних хіазм – з кількістю листків ($r = -0,55 \pm 0,15$).

ОБГОВОРЕННЯ

Таким чином, результати наших досліджень в цілому підтверджують один з раніше виявлених (для самозапильних видів) ефектів

ПРОЯВ ЧАСТОТИ ХІАЗМ

низькоприсосованих гетерозигот – зростання частоти хіазм, особливо інтерстиціальних, в несприятливих умовах середовища порівняно з високоприсосованими гібридами [9, 11]. Слід зазначити, що кавун є перехреснозапильною рослиною, а виявлені нами закономірності, не виключено, властиві рослинним видам незалежно від способу запилення. Проте, у даному разі для кавуна зафіксовано ряд винятків - збільшення частоти інтерстиціальних хіазм або сумарної для середньоприсосованих гібридів, зниження даних параметрів мейозу в несприятливих умовах у низькоприсосованого гібрида. Очевидно, це пояснюється тим, що для перехреснозапильних видів в процесі філогенетичної адаптації вистачає існуючих запасів потенційної генотипної мінливості, яка реалізується в процесі запилення шляхом вільного комбінування генів [5]. Це підтверджується наявними в літературі даними про знижену частоту кросинговеру й хіазм у таких видів порівняно з самозапильними рослинами [5]. Не виключно також, що у перехреснозапильників механізми генетичної адаптації працюють в несприятливих умовах і у середньоприсосованих гібридів. Це, на нашу думку, пов'язано з нижчою вірогідністю запилення, особливо у кавуна, для якого характерним є явище роздільностатевості. Але, слід підкреслити, що в цілому простежується достовірний середній або тісний негативний зв'язок між частотою хіазм і дослідженими нами компонентами пристосованості.

Відомо, що завдяки кросинговеру можуть утворюватися нові, у тому числі адаптивні, генні варіанти, трансгресії [15], тобто, даний процес є одним з важливих складових генетичної адаптації [16]. Таким чином, одержані нами результати свідчать про існування еволюційно відпрацьованого генетичного механізму виживання рослинних видів в несприятливих умовах середовища і в цілому підтверджують гіпотезу О.О. Жученка про буферну роль високої онтогенетичної пристосованості в процесі вивільнення додаткового спектра генотипної мінливості.

ЛІТЕРАТУРА

1. Боос Г.В., Бадина Г.В., Буренин В.М. Гетерозис овощных культур. – М.: Агропромиздат, 1990. – 223 с.
2. 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.
3. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений. – Кишинев: Штиинца, 1980. – 586 с.
4. Жученко А.А., Грати В.Г., Андрищенко В.К., Грати М.И. Индуцирование хромосомных перестроек и локализация генов контролирующих 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. Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.
7. Левчук Л.В., Тоцький В.М. Заміщення хромосом і пристосованість *Drosophila melanogaster* // Цитология и генетика. – 1998. – Т. 32, № 2. – С. 42-48.
8. Монтевид П.Ю. Особливості кросинговеру у гібридів F₁ баклажана (*Solanum melongena* L.) з різною онтогенетичною пристосованістю // Вісн. Харків. націон. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. 2006. – Вип. 1 (8). – С. 96-103.
9. Монтевид П.Ю., Самовол О.П. Розподіл частоти хіазм за ярусами вертикальної закладки генеративних органів у гібридів F₁ баклажана з різною онтогенетичною пристосованістю // Біологія і валеологія. – 2002. – Вип. 5. – С. 88-94.
10. Монтевид П.Ю. Зависимость характера спектра количественной изменчивости в F₂ от ярусности вертикальной закладки плодов у гетерозигот F₁ баклажана // Вісн. проблем біології і медицини. – 2002, № 7-8. – С. 42-47.
11. Самовол О.П. Генетичний потенціал видів родів *Capsicum* L. и *Lycopersicon* T. та шляхи розширення спектра генотипової мінливості: Автореф. дис... д.с.-г.н. – К., 2004. – 35 с.
12. Самовол О.П., Зінченко Т.О., Виродова О.П. та ін. Нові підходи до оцінки гетерозисного ефекту у помідорів за продуктивністю // Овочівництво і баштанництво. – 1995. – Вип. 40. – С. 42-46.
13. Самовол А.П., Тяриня В.С., Гарбуз Л.И. Влияние конкурентоспособности гибридов F₁ на воспроизводящую и преобразующую функцию мейоза // Тез. докл. конф. «Экологическая генетика животных и растений». – Кишинев: Штиинца, 1987. – С. 45-46.
14. Самовол А.П., Юрченко А.П., Монтевид П.Ю. Эффект вертикальной зависимости в проявлении характера высвобождения спектра генотипической изменчивости // Тез. докл. Международн. конф. «Селекция и семеноводство в XXI веке». – М., 2000. – С. 175-176.

МОНТВІД

15. Смирнов В.Г. Цитогенетика. – М.: Наука, 1991. – 247 с.
16. Тоцький В.М. Генетика. – Одеса: Астропринт, 2002. – 712 с.
17. Mumford L., Paule M. Competitive advantage of normal leaf morphotype in a population of *Pisum sativum* L. // *Flora*. – 1985. – V. 177, № 3-4. – P. 133-138.
18. Sriwastava H.K. Heterosis for chiasma frequency and quantitative traits in Common beans // *Theor. Appl. Genetics*. – 1980. – Vol. 56. – P. 25-29.
19. Tuscan G.A. Inherent differences in family response to inter – family competition in loblolly pine // *Silvae genet.* – 1986. - V. 35, № 2 – 3. – P. 112-118.

Надійшла до редакції
18.09.2007 р.

CHIASMA FREQUENCY MANIFESTATION IN WATER-MELON F₁ HYBRIDS WITH DIFFERENT FITNESS TO CONDITIONS OF LOWERED WATER SUPPLY AND COMPETITION

P. Yu. Montvid

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

There are conducted investigations of cytological criteria, which characterize the process of crossing-over (interstitial chiasma frequency, integral chiasma frequency), in water-melon F₁ hybrids with different ontogenetical fitness. In plants of low-fitted heterozygotes there are revealed the frequency of chiasma under extreme conditions. The conclusion is drawn about crossing-over exchanges frequency increasing in hybrids with low ontogenetical fitness, which can be mechanism of formation the additional spectrum of genotypic variability in the next generations.

Key words: *Citrullus lanatus*, F₁ hybrid, ontogenetical fitness, chiasma frequency, interstitial chiasma, crossing-over

ПРОЯВЛЕНИЕ ЧАСТОТЫ ХИАЗМ У ГИБРИДОВ F₁ АРБУЗА С РАЗНОЙ ПРИСПОСОБЛЕННОСТЬЮ К УСЛОВИЯМ КОНКУРЕНЦИИ И НЕДОСТАТОЧНОЙ ВЛАГООБЕСПЕЧЕННОСТИ

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)*

Проведены исследования цитологических критериев, которые характеризуют процесс кроссинговера (частота интерстициальных хиазм, суммарная частота хиазм), у гибридов F₁ арбуза с разной онтогенетической приспособленностью. У растений низкоприспособленных гетерозигот выявлено повышение частоты хиазм в экстремальных условиях. Сделан вывод о повышении частоты кроссоверных обменов у гибридов с низкой онтогенетической приспособленностью, что может быть механизмом формирования дополнительного спектра генотипической изменчивости в последующих поколениях.

Ключевые слова: *Citrullus lanatus*, гибрид F₁, онтогенетическая приспособленность, частота хиазм, интерстициальная хиазма, кроссинговер