

Г. А. Седышева

**ОСОБЕННОСТИ РЕДУКЦИОННОГО ДЕЛЕНИЯ
У ТРИПЛОИДНОЙ ФОРМЫ ЯБЛОНИ 25-37-46**

УДК 634.11:576.354.4

Аннотация

В работе приведены данные, характеризующие особенности редукционного деления у триплоидной формы яблони 25-37-46. Установлено, что массовые нарушения в ходе мейоза при микроспорогенезе приводят к формированию несбалансированных по числу хромосом гамет, что отрицательно сказывается на жизнеспособности пыльцы. В результате триплоидная форма яблони 25-37-46 не может быть рекомендована для использования в гибридизации.

Ключевые слова: триплоид, мейоз при микроспорогенезе, гаметы, пыльца, жизнеспособность.

G. A. Sedysheva

**PECULIARITIES OF MEIOTIC DIVISION
IN TRIPLOID APPLE SEEDLING 25-37-46**

Abstract

Data characterizing the peculiarities of meiotic division in triploid apple seedling **25-37-46** are given. It has been determined that bulk disorders in the meiosis process at the microsporogenesis lead to the generation of unbalanced by the number chromosomes of gametes, which adversely affects the pollen viability. As a result, triploid apple seedling **25-37-46** should not be recommended for using in hybridization.

Key words: triploid, meiosis at microsporogenesis, gametes, pollen, viability.

Изучение мейоза при микроспорогенезе у триплоидных сортов яблони предпринималось и ранее рядом как отечественных, так и зарубежных исследователей в основном в связи с выяснением причин пыльцевой стерильности триплоидных сортов [1, 2, 6, 7, 3, 10]. Из отечественных публикаций наиболее тщательное изучение

редукционного деления у триплоидных сортов яблони и груши представлено в работах А. Я. Радионенко [1, 2]. В них подробно описано поведение хромосом на стадии профазы, определена валентность ассоциаций хромосом в диакинезе и на стадии метафаза-I. А. Я. Радионенко отмечает, что почти в каждом микроспороците присутствуют униваленты, в среднем 16,5 % на 1 клетку, 39,3 % – составляют биваленты, 31,5 % – триваленты, встречаются тетраваленты – 12,4 % и значительно реже, всего 0,2 % – гексаваленты. Несмотря на то, что у изученных им триплоидных сортов яблони отмечена высокая степень нарушений в ходе мейоза, А. Я. Радионенко считает, что триплоидные сорта вполне можно использовать в гибридизации, т.к. хоть и редко но встречаются микроспоры, которые содержат x и $2x$ хромосом. Однако как опылители в промышленных садах триплоидные сорта не пригодны. К этому же выводу приходят и другие исследователи, изучающие генеративную сферу триплоидных сортов, например Цареня М. П. (1975).

Ряд триплоидных сортов произрастающих в Кашмирской долине (Индия) изучали R. Singh, B. A. Wafai (1984), A. K. Koul, R. Singh, B. A. Wafai (1984), R. Singh, B. A. Wafai, A. K. Koul (1985) [8, 11, 12]. Они отмечают, что триплоидные сорта в процессе мейоза ведут себя неоднозначно. У одних сортов – исключительно высокая частота образования тривалентных ассоциаций на стадии метафаза-I – от 10 до 17 тривалентов на один микроспороцит. У других сортов преобладает бивалентная конъюгация – 13,2 бивалента на 1 клетку.

Эти показатели позволили данным авторам сделать вывод о влиянии степени гомологии геномов, составляющих набор хромосом у триплоидных сортов на характер конъюгации: чем больше степень гомологии геномов, тем выше частота триплоидных ассоциаций. Еще ранее взаимосвязь баланса и гомологии хромосом с характером редукционного деления у яблони отмечал M. V. Roscoe [9]. Он обнаружил некоторое сходство между фигурами деления у триплоидных и гибридных сортов.

В подавляющем большинстве случаев для изучения были взяты триплоидные сорта яблони, имеющие спонтанное происхождение.

Материал и методы исследований

В настоящей работе приводится характеристика хода мейоза при микроспорогенезе у триплоидной формы **25-37-46**, полученной в ходе реализации селекционной программы на полиплоидном уровне от скрещивания тетраплоидной формы Антоновка плоская ($2-4-4-4x$) с диплоидным сортом Спартан ($2x$). Масса плода у формы 25-37-46 составляет 130-140 г, внешний вид оценивается на 4,3-4,4 балла, вкус – 3,8-3,7 балла.

Мейоз изучали на временных давленных препаратах, окрашенных ацето-гематоксилином [4]. На каждой стадии просматривалось от 150 до 400 микроспороцитов.

Результаты исследований

Мейоз при микроспорогенезе у формы 25-37-46 характеризуется значительным числом нарушений на всех последовательных стадиях (рисунок 1).

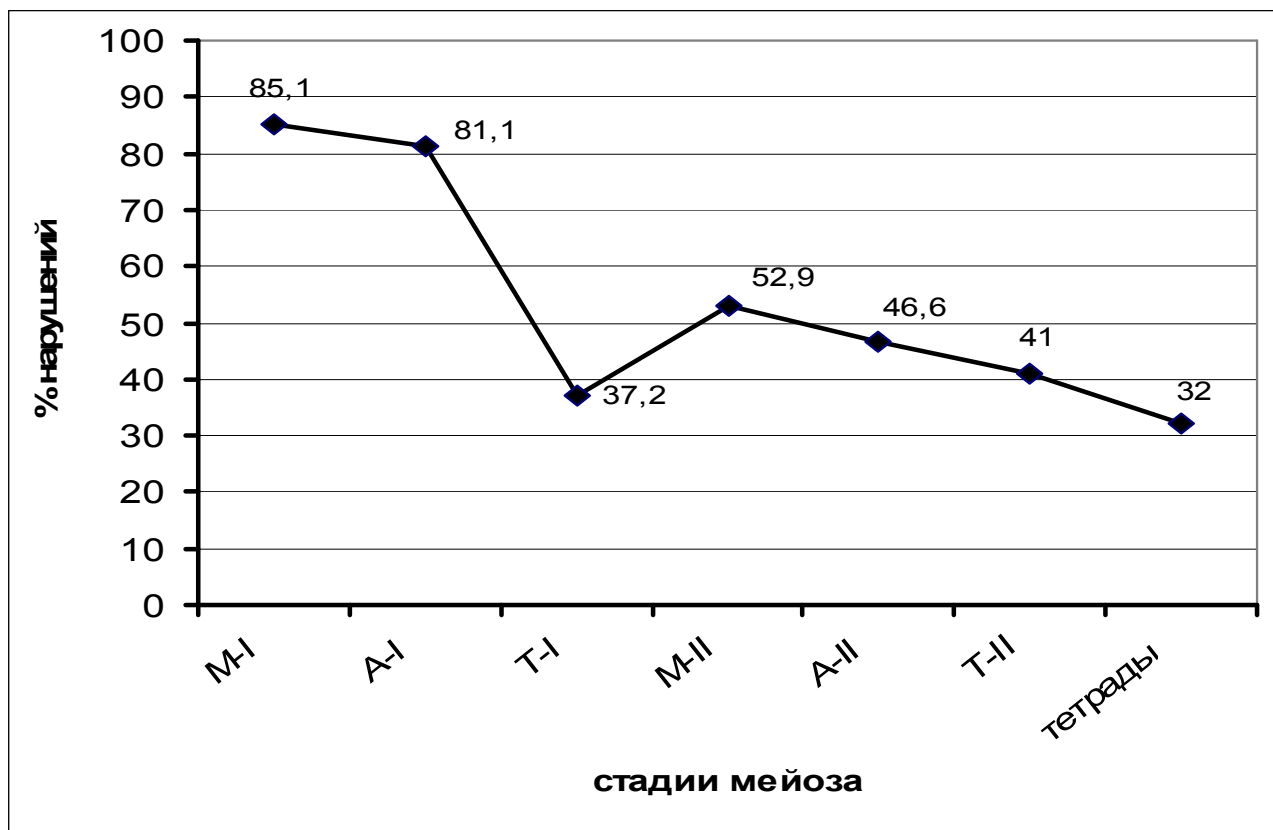


Рисунок 1 – Характер мейоза у триплоидной формы яблони 25-37-46 (Антоновка плоская, 2-4-4-4x x Спартан, 2x).

Микроспороциты на стадии **профазы** имеют нормальный вид: крупные округлые клетки с густой цитоплазмой и крупным светлым ядром, в котором хорошо просматривается ядрышко и клубок хроматиновых нитей рядом с ним, размещенный несколько асимметрично по отношению к ядрышку.

Метафаза-I (M_I) характеризуется значительным числом аномалий – $85,1 \pm 1,98$ % от общего числа просмотренных микроспороцитов. Наиболее распространенным типом нарушений на этой стадии является аномальная ориентация хромосом. Хромосомы не сгруппированы в компактную метафазную пластинку, а диффузно разбросаны по всему микроспороциту. Такой тип нарушений составляет 55,1 % от общего числа нарушений, на этой стадии (таблица 1) и у ортоплоидных форм обычно не встречается.

Таблица 1 – Разнообразие типов нарушений в ходе мейоза при микроспорогенезе у триплоидной формы яблони 25-37-46

Стадия мейоза	Всего нарушений, шт.	в том числе тип нарушений*	Количество, шт.	% от общего числа нарушений
Метафаза-I	274	1	151	55,1
		2	39	14,2
		3	16	5,8
		4	63	23,0
		5	5	1,8
Анафаза-I	185	6	169	91,4
		3	7	3,8
		4	6	3,2
		7	3	1,6
Телофаза-I	147	10	139	94,6
		4,8	7	4,8
		7	1	0,6
Метафаза-II	63	2	19	30,2
		3	30	47,6
		4	14	22,2
Анафаза-II	77	6	36	46,8
		4	27	35,1
		3	8	10,4
		7	1	1,2
		9	5	6,5
Телофаза-II	129	10	91	77,5
		8	38	22,5
Тетрады	97	10	81	83,5
		12	8	8,2
		4	8	8,3

*Примечание: 1 – диффузное размещение хромосом на стадии метафаза-I; 2 – преждевременное забегание одной или нескольких хромосом к полюсам веретена деления; 3 – выброс одной или нескольких хромосом за пределы ахроматинового веретена; 4 – 2...3 типа нарушений в одном микроспороците; 5 – сверхчисленные фигуры деления; 6 – отставание одной или нескольких хромосом в центре веретена деления; 7 – мост; 8 – сверхчисленные ядра; 9 – асинхронное деление в одном микроспороците; 10 – микроядра; 11 – неравные по величине ядра; 12 – микроспоры неравной величины.

Кроме того, в M_1 наблюдали и типичные нарушения, такие как забегание 1...3 хромосом к полюсам веретена деления (14,2 %), выброс отдельных хромосом за пределы ахроматинового веретена (5,8 %),

наличие 2...3 типов нарушений в одном микроспороците (23,0 %). На стадии **анафаза-I** (A_I) основным типом нарушений является отставание в центре веретена деления 1...8 хромосом – 91,4 % от общего числа нарушений. Далее встречаются выбросы (3,8 %), мосты (1,6 %) и 2 типа нарушений в одном микроспороците одновременно – 3,2 % от общего числа нарушений.

Телофаза-I (T_I) характеризуется наименьшим числом нарушений в первом делении мейоза – $37,2 \pm 2,43$ % от общего числа проанализированных микроспороцитов (рисунок 1). Основным типом нарушений является наличие 1...6 микроядер – 94,6 % от общего числа нарушений, затем неравные ядра и сверхчисленные ядра – 4,8 % и изредка встречаются мосты между ядрами – 0,6 %.

На стадии **Метафаза-II** (M_{II}) общее число нарушений вновь возрастает и составляет $52,9 \pm 4,58$ %. Основными типами являются выбросы – 47,6 % и забегания – 30,2 % от общего числа нарушений, затем наличие двух типов нарушений в одном микроспороците – 22,2 %. Во время **анафазы-II** (A_{II}) спектр нарушений вновь увеличивается и достигает 5 типов. Наиболее распространенными, как характерно для этой стадии являются отставания 1...3 хромосом в центре веретена деления – 46,8 % от общего числа нарушений, далее – два типа нарушений в одном микроспороците одновременно (отставания + выбросы) – 35,1 %, выбросы – 10,4 %, некоторое число клеток с асинхронным делением в разных веретенах – 6,5 % и единичные мосты между разными веретенами – 1,2 %. Стадия **телофаза-II** (T_{II}) характеризуется наличием микроядер от одного до семи в одном микроспороците и сверхчисленных ядер, неравных по величине. Микроядра присутствуют в 77,5 % клеток с нарушениями. На стадии **тетрад** основным нарушением является наличие микроядер в микроспорах, затем микроспоры неравной величины и одновременно оба типа нарушений в одной спореде.

Таким образом, как уже было отмечено, ход мейоза при микроспорогенезе у триплоидной формы яблони 25-37-46 характеризуется значительным числом аномалий на всех последовательных стадиях. Процент аномальных картин деления составляет от 85,1 до 32,0 по отношению к числу проанализированных микроспороцитов. Причем, первое, гетеротипическое деление нарушено в большей степени, чем второе, гомеотипическое (рис. 1). Объяснить это, по всей вероятности можно тем, что правильность первого гетеротипического деления в значительной степени зависит от характера конъюгации хромосом. Поскольку форма 25-37-46 является несбалансированным полиплоидом, правильная бивалентная конъюгация хромосом исключена. Этим и объясняется диффузное размещение хромосом у этой формы на стадии метафаза-I. Кроме того, поскольку

форма 25-37-46 является гибридом, то вероятно имеет место *гомеология* геномных наборов. Очевидно наличие этих двух факторов – несбалансированность набора и частичная гомология хромосом и приводят к массовым нарушениям в ходе микроспорогенеза, который завершается формированием большого количества аномальной пыльцы. И даже нормально сформированная по внешнему виду пыльца имеет чаще всего анеуплоидный набор хромосом в результате неправильного числового распределения хромосом по анафазным группам. Была сделана попытка использовать данную форму в гибридизации. В комбинации 18-6-75 (OR48T47 – свободное опыление) (2x) x 25-37-46 (3x) было опылено 1870 цветков, получено всего 6 семян (т.е. 0,3 % от числа опыленных цветков) и ни одного растения. Таким образом, вероятность получения жизнеспособных гибридных растений от таких скрещиваний чрезвычайно мала. Следовательно в качестве опылителя данная форма не пригодна.

Литература

1. Радионенко А. Я. Мейоз при микроспорогенезе у триплоидов яблони / А. Я. Радионенко // Генетика и селекция на Украине. – Киев, 1971. – Ч. 1. – С. 81-82.
2. Радионенко А. Я. Мейоз при микроспорогенезе и развитие пыльцы у триплоидных сортов яблони и груши // Генетика. - 1972. – Т. VIII., № 4. – С. 21-32.
3. Рыбин В. А. О числе хромосом при соматическом и редукционном делениях у культурной яблони в связи с вопросом о стерильности пыльцы некоторых ее сортов / В. А. Рыбин // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, 1927. – Т. 17. – В. 3. – С. 101-120.
4. Топильская Л. А. Изучение соматических и мейотических хромосом смородины на ацето-гематоксилиновых давленных препаратах / Л. А. Топильская, С. В. Лучникова, Н. П. Чувашина // Бюллетень ЦГЛ им. И. В. Мичурина, 1975. – В. 22. – С. 58-61.
5. Цареня М. П. Сравнительное изучение микроспорогенеза у сортов яблони разной степени пloidности / М. П. Цареня // Возделывание новых сортов картофеля, плодов и овощей для интенсивного земледелия и усовершенствования технологии возделывания. - Самохваловичи. - 1975. – С. 244-246.
6. Kobel, F. The causes and results of partial pollen sterility in apples and pears / F. Kobel // Landw. Jb. Schweiz. - 1926. – 40. – p. 441-462.
7. Kobel, F. Zytologische Untersuchungen an Prunoideen und Pomoideen / F. Kobel // Arch. Klausstift., Vererb. Forsch., 1927. – 3. – H. 1. S. 1-84.
8. Koul A. K., Singh R., Wafai B. A. // Cytologia, 1984. – V. 49. – № 2. – p. 313-323.

9. Roscoe M. V. The chromosomal constitution of certain cultivated apple varieties / M. V. Roscoe // J. Genet.. – 1933. – V. 28. – № 1. – p. 157-167.

10. Shoemaker J. S. Pollen development in the apple with special reference to chromosome behaviour / J. S. Shoemaker // Bot. Gaz. – 1926. – V. 81. - № 2. – p. 148-172.

11. Singh R. Intravarietal polyploidy in the apple (*Malus pumila* Mill.) cultivar Hazratbali / R. Singh, B. A. Wafai // Euphytica. 1984. – V. 33. - № 1. – p. 209-214.

12. Singh R. Assesment of apple (*Malus pumila* Mill.) germplasm in Kashmir III. / R. Singh, B. A. Wafai, A. Koul // Cytologia. – 1985. – V. 50. – p. 811-823.