



В. В. МИТРОЧЕНКО

ВПЛИВ ТЕМПЕРАТУРИ НА ПЕРЕБІГ МЕЙОЗУ У ПЛЮСОВИХ ДЕРЕВ СОСНИ ЗВИЧАЙНОЇ З МЕЙОТИЧНИМИ МУТАЦІЯМИ ТА ПЕРЕБУДОВАМИ ХРОМОСОМ У ГЕНОМАХ

Український науково-дослідний інститут лісового господарства та агролісомеліорації ім. Г. М. Висоцького

Досліджено вплив температури на прояв мейотичних мутацій (*ds*, *ms43*, *ps + tps*) та перебудов (інверсії, транслокації) в мікроспорогенезі плюсових дерев сосни звичайної. Дослідження проводили на клоновому архіві Старопетрівського лісництва ДП «Київська ЛНДС» у 2003 р. (середньодобова температура в період мейозу становила +15,8°C) та 2004 р. (+10,8°C). У фазі мейозу генеративна система більшості досліджених дерев вирізняється підвищеною чутливістю до температури навколишнього середовища. Встановлено, що експресія мутантних мей-генів *ds*, *ps + tps* зростає з підвищенням температури, а *ms43* – від температурного режиму не залежить. У дерев з інверсіями частка мікроспороцитів із порушеннями збільшувалася у міру зростання температури, а з транслокацією – утворення тетравалентів відбувалося у разі зниження температури. Ключові слова: сосна звичайна, мікроспорогенез, мейоз, мутації мейотичних генів, перебудови хромосом, температурна чутливість.

Вступ. Сосна звичайна (*Pinus silvestris* L.) – високополіморфний вид, на підставі вивчення мінливості ознак якого виділено 5 географічних рас і значну кількість кліматипів, які дуже добре адаптовані до умов певного регіону (Pravdin 1964). Вивчення реакції кліматипів на зміну клімату та дію антропогенних факторів набуває великого значення, особливо у зв'язку з глобальним потеплінням. За результатами дослідження географічних культур побудовано широтну модель реакції сосни, що імітує потепління клімату на 1–4°C, яка продемонструвала протилежний характер наслідків потепління у північних і південних частинах ареалу виду (Reich & Oleksyn 2008). Північніше 57° пн. ш. потепління позитивно впливатиме на виживання та ростові процеси сосни, а південніше 54° пн. ш. прогнозується зниження як виживання, так і приросту.

Генеративна сфера сосни звичайної відзначається підвищеною чутливістю до кліматичних змін: навіть у регіонах, де існує позитивний вплив потепління на ростові процеси, генеративна сфера виявляє ознаки пригнічення. Наприклад, на півдні Сибіру через збільшення тривалості осіннього сезону сосна звичайна восени запускає мікроспорогенез (Noskova & Tretyakova 2011). Унаслідок значних порушень у мікроспорогенезі пилок має низьку життєздатність, що призводить до зменшення урожаю шишок. На південному сході Європи в сосни звичайної також виявлене значне зниження врожаю шишок і виходу насіння в посушливі роки (Kuznetsova 2010). Часто виникає ефект взаємодії температурного режиму, посух та техногенного забруднення (Kuznetsova & Mashkina 2011).

Підвищена температура є одним із фізичних мутагенів, хоч і значно слабшим, ніж радіація, ультрафіолетові промені та хімічні речовини (Gershenzon 1983). Особливістю впливу підвищеної температури є те, що вона підсилює дію інших мутагенів, викликаючи появу синергічних ефектів (Petin et al. 1999). На радіоактивно забруднених територіях у зоні аварії на ЧАЕС у сосни звичайної у разі підвищення температури визначали збільшення індукованих радіоактивним випромінюванням ушкоджень хромосом у мейозі мікроспорогенезу; у контрольних дерев рівень порушень у мейозі не змінювався (Mytrochenko & Shlonchak 2004).

Окрім зовнішніх мутагенів значний рівень порушень у мейозі мікро- та макроспорогенезу зумовлюють генетичні фактори: це мутації мейотичних генів та перебудови хромосом, які трапляються у сосни звичайної в природі (Butorina & Pozhidayeva 1981, Suntsov 1985, Butorina et al. 1985, 1988). Дерев сосни, у геномах яких присутні мутантні мей-гени та перебудови хромосом, відзначаються більшою стійкістю, інтенсивнішим ростом, але зниженою репродуктивною здатністю. Природно, що частка таких дерев серед плюсових виявилася значно більшою, ніж серед решти дерев у

насаджень, де їх відбирали. В окремих регіонах України близько чверті плюсових дерев сосни звичайної містять у геномах мутантні мей-гени та перебудови хромосом (Mytrochenko 2004, 2006). Через значні порушення в мейозі мікро- та макроспорогенезу в більшості цих дерев виявлено генетично зумовлене зниження життєздатності пилку та виповненості шишок насінням (Mytrochenko 2007).

Оскільки в умовах глобальної зміни клімату майже на всій території України можуть сформуватися несприятливі умови для росту та репродукції сосни, тому дослідження впливу факторів навколишнього середовища на окремі етапи формування врожаю насіння у плюсових дерев є актуальними. Залежність від температурного режиму рівня індукованих радіоактивним випромінюванням ушкоджень хромосом у мейозі мікроспорогенезу сосни (Mytrochenko & Shlonchak 2004) навела нас на думку дослідити вплив температури на кількість ушкоджень, спричинених присутністю в геномах плюсових дерев мутантних мей-генів і перебудов хромосом.

Метою роботи було виявлення особливостей перебігу мейозу в процесі мікроспорогенезу плюсових дерев сосни звичайної з мутантними мей-генами та перебудовами хромосом у геномах залежно від температурного режиму.

Матеріали й методи. Дослідження проводили у 2003–2004 рр. на республіканському клоновому архіві плюсових дерев сосни звичайної, створеному на території Старопетрівського лісництва ДП «Київська ЛНДС» у 1986–1989 рр., а також на архівно-маточній плантації, створеній у 1974–1975 рр. Температурний режим у роки досліджень під час проходження мейозу в процесі мікроспорогенезу значно різнився: у 2003 р. (1–7 травня) середньодобова температура становила +15,8°C, у 2004 р. (23–30 квітня) – +10,8°C, а в окремі дні ранком на ґрунті траплялися приморозки.

Шифр клону складається з перших літер назви лісового господарства, в якому відібране плюсове дерево та номери дерева по господарству. Серед клонів плюсових дерев сосни Київської та Харківської областей підібрані 14 клонів із характерними порушеннями в мейозі мікроспорогенезу, спричиненими дією мутантних мей-генів та перебудов хромосом. Клони з мутаціями мей-генів: *ps + tps* – клон Д-7; *ms43* – Пл-38; Ск-5, Ск-19, *ds I* (без розділення центромер сестринських хроматид у першому мейотичному поділі) – Б-6, Св-13; *ds II* (із розділенням центромер) – Б-9, І-513. Перебудови хромосом: гетерозиготні парацентричні інверсії (In) – Д-9, Д-12, Пл-50, Пл-51, Пл-55; гетерозиготні транслокації (Tr) – К-6.

З одних і тих самих рамет клонів щоденно відбирали мікростробіли, фіксували оцтовим алкоголем, промивали 70 % спиртом і зберігали в 70 % спирті в холодильнику. Мейоз вивчали на тимчасових давлених препаратах, що готували за методикою О. М. Шоферистової (Shoferystova 1973). Мікропрепарати переглядали на мікроскопі “Biogex-2” за збільшення 40 × 15, 40 × 7; мікрофотозйомку здійснювали фотоапаратом Canon A310. В анафазі-телофазі першого та другого мейотичних поділів (А-Т I-II) визначали частку мікроспороцитів із порушеннями, характерними для досліджуваних мутацій і перебудов: поліплоїдність (ПП) у А-Т II – для *ps + tps*; мультиполосне розходження та відставання хромосом (МПР+ВХ) – для *ms43*, відставання хромосом (ВХ) – для *ds I* та *ds II*, мости (М) та фрагменти (Фр) – для In. Для К-6, у геномі якого присутня гетерозиготна транслокація, в метафазі I (М I) визначали частку мікроспороцитів із транслокаційними кільцями (ТК). Загалом досліджували по 500 мікроспороцитів для кожного клону. Різниці між частками мікроспороцитів із порушеннями оцінювали за *t*-критерієм Стьюдента (Lakin 1990).

Результати та обговорення. Результати досліджень залежності прояву дії мутантних мей-генів і перебудов хромосом у мейозі мікроспорогенезу від температурного режиму в період проходження мейозу наведено в таблиці 1.

Частота характерних типів порушень у мейозі мікроспорогенезу в плюсових дерев сосни з мутаціями мей-генів і перебудовами хромосом у роки з різним температурним режимом

Символ мутації, перебудови	Шифр клону	Характерний тип порушень**	Кількість досліджених мікроспороцитів (шт.) та частка мікроспороцитів із порушеннями (%)			
			2003 р. ($t = 15,8^{\circ}\text{C}$)		2004 р. ($t = 10,8^{\circ}\text{C}$)	
			шт.	%	шт.	%
<i>ps + tps</i>	Д-7	ПП	250	4,4*	250	0,0
<i>ms43</i>	Пл-38	МПР + ВХ	500	3,6	500	4,6
	Ск-5		500	3,4	500	3,7
	Ск-19		500	4,8	500	5,0
	Загалом		1500	5,1	1500	4,3
<i>ds I</i>	Б-6	ВХ	500	4,8	500	2,0
	Св-13		500	6,4	500	2,6
	Загалом		1000	5,6*	1000	2,3
<i>ds II</i>	Б-9	ВХ	500	1,6	500	3,0
	І-513		500	1,2	500	6,4
	Загалом		1000	1,4	1000	4,7*
In	Д-9	М + Фр	500	10,0	500	5,8
	Д-12		500	8,4	500	5,3
	Пл-50		500	22,0	500	2,6
	Пл-51		500	6,6	500	1,9
	Пл-55		500	9,8	500	3,0
	Загалом		2500	11,4*	2500	3,7
Tr	К-6	ТК	125	0,0	125	19,2*

*Вірогідно на 5%-му рівні значущості.

**Типи порушень: ПП – поліплоїдність; МПР + ВХ – мультиполусне розходження та відставання хромосом; ВХ – відставання хромосом; М + Фр – мости та фрагменти; ТК – транслокаційні кільця.

Мутації мей-генів. Мутація *ps + tps*. У сосни звичайної мутацію виявлено та описано А. К. Буторіною (Butorina et al. 1985). Для таких дерев у М II характерна паралельна орієнтація веретен (рис. 1, а). Мутація рецесивна, виявляється лише в мікроспорогенезі. За такого типу орієнтації веретен у другому мейотичному поділі за певних умов може відбуватися злиття груп хромосом на обох полюсах клітини (*ps*) або тільки на одному з полюсів (*tps*) (рис. 1, б). Це призводить до утворення диплоїдних пилоквих зерен. Водночас А. К. Буторіна виділяє тільки паралельну орієнтацію веретен, за якої відбуваються обидва типи злиття груп хромосом. Нашими дослідженнями виявлено, що злиття груп хромосом на одному з полюсів частіше відбувається, коли веретена розміщені не паралельно, а під певним кутом (рис. 1, в).

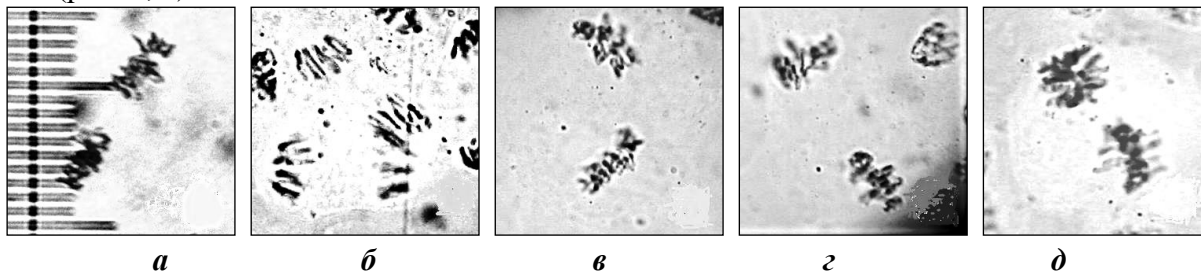


Рис. 1 – Мутація *ps + tps* (Д-7): а – паралельне розміщення веретен поділу у М II; б – під кутом в одній площині; в – злиття центрів поділу з одного боку в А II; г – Т-подібне розміщення веретен поділу; д – перпендикулярне. Збільшення 40 × 15

Загалом для сосни звичайної паралельне розміщення веретен поділу – звичайне явище, яке, поряд із Т-подібним та перпендикулярним (рис. 1, г, д), присутнє в усіх дерев. У Д-7 частіше виявляється паралельна та під кутом в одній площині орієнтація веретен (рис. 1, а,

е), і тільки у цього дерева ми спостерігали їх злиття. В інших дерев злиття веретен відбувається дуже рідко, незважаючи на їхню паралельну орієнтацію.

Вважають, що паралельне розміщення веретен – це тільки передумова їхнього злиття. У наших дослідженнях (див. табл. 1) злиття веретен виявлено у 4,4 % мікроспороцитів лише в теплий 2003 р. Отже, рівень експресивності цього мутантного мей-гена практично повністю залежить від температурного режиму. У дослідах із картоплею також встановлено факт залежності частоти утворення диплоїдних мікроспор від температури навколишнього середовища (Veileux & Lauer 1981). Можливо, причина високої термочутливості процесу злиття веретен полягає у зміні сили натягу їхніх ниток у разі високої температури: веретена стають більш пухкими, що й призводить до злиття. Ще однією причиною може бути реакція на підвищення температури цитоплазми мікроспороцитів, що супроводжується зміною її в'язкості.

Мутація ms43. Ця мутація у сосни звичайної також описана А. К. Буторіною (Butorina et al. 1988). Дія цієї мутації полягає в порушенні будови веретена поділу: в А I не формується єдине веретено поділу для розходження всіх хромосом, а тільки для окремих хромосом або кількох груп хромосом. Хромосоми розкидані по клітині або нерівномірно розподіляються між кількома центрами поділу, у результаті чого виникають поліади замість діад і тетрад (рис. 2). Порушення в другому поділі мейозу є наслідком порушень у першому. Мутація є рецесивною і діє тільки у мікроспорогенезі.

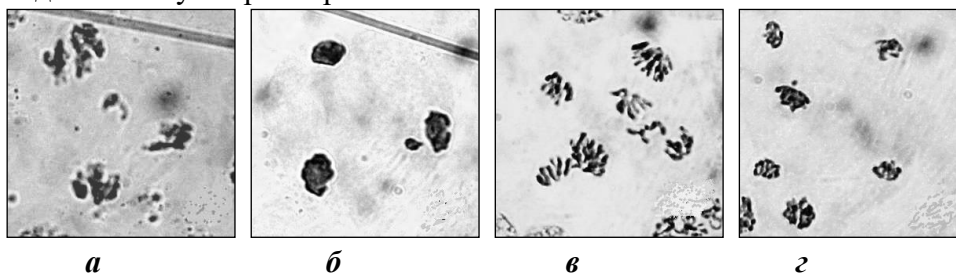


Рис. 2 – Мутація *ms43* (Ск-21): а – нерівномірне трьохполюсне розходження та відставання хромосом у А I, б – у Т I; в – мультиполюсне розходження хромосом у А II; з – у Т II. Збільшення 40 × 7

Характерні для цієї мутації порушення в мейозі (мультиполюсне розходження та відставання хромосом) відзначено в обидва роки досліджень і майже з однаковою частотою: у середньому 5,1 % у 2003 р. і 4,3% у 2004 р. (див. табл. 1). Різниця між загальними щорічними частками характерних для цієї мутації порушень є несуттєвою: $t_{\text{фк}} = 0,37 < t_{\text{ст}} = 1,96$. Як показали дослідження дії цього мутантного гена в кукурудзи, він відзначається не термочутливістю, а високою фотоперіодичною чутливістю (Peremyslova 2006).

Мутації десинапсису ds I, ds II. У десинаптичних мутантів є порушенням хіазмоутворення внаслідок передчасного руйнування синаптонемних комплексів, що призводить до утворення псевдоунівалентів, а в А I – відставання хромосом (рис. 3, а, б). Мутації є рецесивними, діють у жіночій і чоловічій генеративних сферах. Десинаптичні мутанти відрізняються один від одного здатністю центромер сестринських хроматид розділятися в першому мейотичному поділі (Khvostova et al. 1975). У разі розходження центромер сестринських хроматид у першому мейотичному поділі відставання хромосом частіше виявляється в А II (рис. 3, в, д). Унаслідок цих порушень відбувається утворення діад і тетрад із мікроядрами (рис. 3, в, д). За кількістю псевдоунівалентів в М I десинаптичні гени класифікують за силою десинапсису: виділяють слабкий, середній та повний десинапсис. У всіх досліджених дерев ми визначали слабкий десинапсис.

За підвищеної температури у 2003 р. у дерев із мутантним геном *ds I* частка мікроспороцитів із відставанням хромосом становила в середньому 5,6 %, що є у 2,5 разу більшим, ніж у 2004 р. (див. табл. 1).

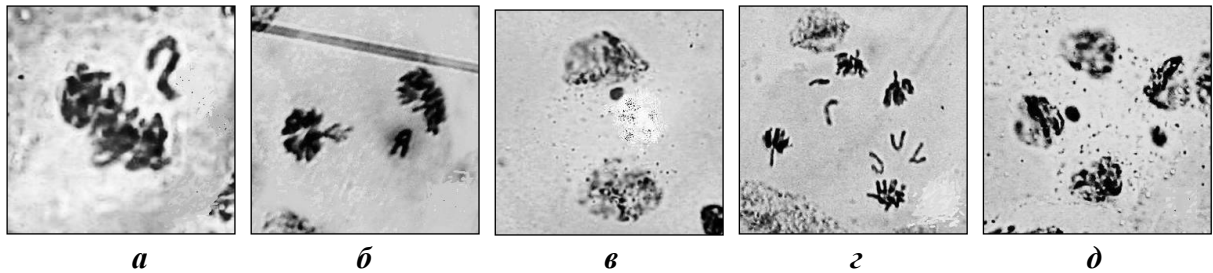


Рис. 3 – Мутації *ds I* (Св-13 *а, б, в*) та *ds II* (Б-9 *г, д*): *а* – уніваленти у М I, *б* – відставання хромосом в А I; *в* – діада з мікроядром; *г* – відставання хромосом в А II; *д* – тетрада з мікроядрами.
Збільшення 40 × 15

У дерев із мутацією *ds II*, навпаки, частка мікроспороцитів із відставанням хромосом зросла в прохолодний 2004 р. і становила 4,7 % проти 1,4 % у 2003 р. Різниця між частками мікроспороцитів із порушеннями в десинаптичних мутантів у роки спостережень була суттєвою за *t*-критерієм на 5%-му рівні значущості. Можлива причина полягає в термозалежності протеолітичної активності білків-ферментів, які продукують мутантні мей-гени, а протилежний характер реакції на зміну температурного режиму залежить від процесів, які перебувають під контролем цих мутантних мей-генів.

У разі підвищення температури активність ферменту – продукту мутантного гена *ds I*, який призводить до передчасного руйнування білків-когезинів синаптонемного комплексу, – зростає, процес руйнування прискорюється, і частки мікроспороцитів із відставанням хромосом в А I збільшуються.

У разі нормального перебігу мейозу руйнування білків-когезинів центромер сестринських хроматид під час першого мейотичного поділу блокується продуктом специфічного гена, який активується тільки в першому поділі (Bogdanov 2003). Можливо, у мутантів *ds II* мутація цього гена призводить до зменшення кількості або активності ферменту, через що зникає когезія центромер сестринських хроматид. Збільшення активності ферменту у разі високої температури частково блокує процес розходження центромер, і кількість мікроспороцитів із відставанням хромосом зменшується.

Перебудови хромосом: Інверсії (*In*). Інверсія – це перебудова, яка виникає внаслідок розривів і повороту ділянки хромосоми на 180°. Інверсії поділяють на два типи залежно від розміщення відносно центромери: парацентричні – інверсії, що виникли внаслідок розривів в одному плечі хромосоми; перицентричні – внаслідок розривів у різних плечах із захопленням центромери. В організмів з інверсіями в гетерозиготному стані синапсис та кросинговер відбуваються тільки в значних за розміром інвертованих ділянках хромосом і, залежно від типу інверсій, їхні наслідки є різними. Кросинговер в парацентричній інверсії призводить до появи мостів і фрагментів в АІ-ІІ (рис. 4, *а-в*), а в перицентричній – до появи хроматид із нестачами та дуплікаціями, без утворення мостів та фрагментів. Отже, під час ана-телофазного аналізу ми можемо виявити тільки великі за розмірами парацентричні інверсії в гетерозиготному стані.

Інверсійний поліморфізм часто представлений у популяціях сосни звичайної, особливо в несприятливих умовах (Suntsov 1985). Дерева з гетерозиготними інверсіями відзначаються стійкістю, але мають знижену репродуктивну здатність.

Під час проходження мейозу в рік із високою температурою повітря в усіх досліджених плюсових дерев із інверсіями виявлено в кілька разів більше порушень типу мостів і фрагментів (див. табл. 1). Загальна частка мікроспороцитів із мостами та фрагментами у 2003 р. становила 11,4 %, що є суттєво більшим, ніж у 2004 р., коли мікроспороцитів із такими порушеннями було лише 3,7 % ($t_{фк} = 4,65 > t_{ст} = 1,96$). Особливо виділяється клон Пл-50, у якого частки мікроспороцитів із порушеннями в різні роки досліджень різняться майже в 10 разів. У цього дерева, ймовірно, присутні кілька інвертованих ділянок: у А I виявлені фрагменти різної довжини (рис. 4, *а*).

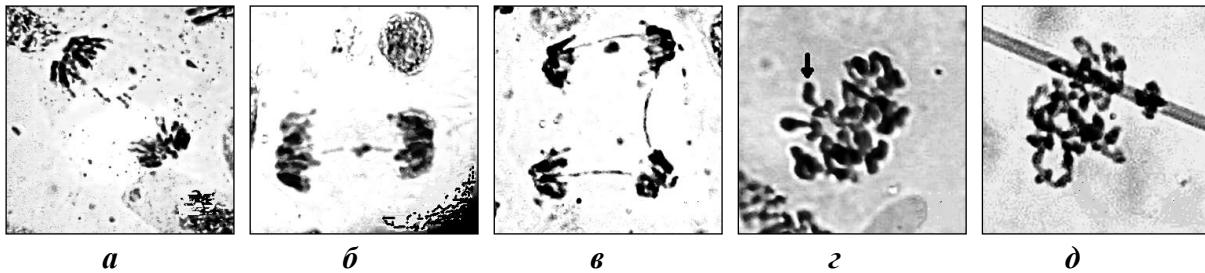


Рис. 4 – Перебудови хромосом. Парацентрична інверсія (Пл-50): *a* – фрагменти у А I; *б* – міст і фрагмент у А I; *в* – мости у А II. Транслокація (К-6); *г* – тетравалент кільцеподібної форми у М I; *д* – відкриті біваленти у М I. Збільшення 40 × 15

В організмів із гетерозиготними парацентричними інверсіями рівень хромосомних порушень залежить від частоти та характеру кросинговеру в інвертованій ділянці хромосоми. Процеси кросинговеру та рекомбінації характеризуються значною термочутливістю: принаймні з літературних джерел відомо, що підвищення чи зниження до певних меж температури збільшує частоту кросинговеру в багатьох видів рослин (Zhuchenko & Korol 1985). Вочевидь і в сосни звичайної з підвищенням температури повітря частота кросинговеру в інвертованій ділянці хромосоми зростає, що супроводжується появою значної кількості мікроспороцитів із мостами та фрагментами.

Транслокації (Tr). Транслокація – це взаємний обмін фрагментами між негомологічними хромосомами. За наявності гетерозиготної транслокації, внаслідок синапсису гомологічних локусів негомологічних хромосом, у діакінезі і М I виявляються кільця з чотирьох хромосом. У рослин кільця утворюються не завжди: інколи це – ланцюжок із чотирьох хромосом, інколи кільце розпадається на уніваленти. Якщо синапсис між гомологічними локусами не відбувається, то у М I виявляються відкриті біваленти.

У теплий 2003 р. у плюсового дерева К-6 виявлено мікроспороцити тільки з відкритими бівалентами (рис. 4, *г*) та, зрідка, унівалентами. Тому ми спочатку віднесли дане дерево до десинаптичних мутантів. Але в наступний прохолодний рік у 19,2 % мікроспороцитів (див. табл. 1) виявлено тетраваленти у формі кільця (рис. 4, *д*). Чому ми звернули на це увагу? В організмів із гетерозиготною транслокацією утворюється певна кількість гамет із делеціями та дуплікаціями, що знижує їхню життєздатність (Khvostova et al. 1975). Частота утворення гамет із незбалансованими геномами залежить від типу розходження хромосом у тетраваленті: почергове чи суміжне. Тип розходження хромосом, зокрема, залежить від наявності та форми тетравалентів. Так, у дерева Ск-7, що теж містить у геномі транслокацію, виявлені лише відкриті біваленти та інколи – уніваленти. У цього дерева щорічно близько чверті пилкових зерен та насінних зачатків у шишках – нежиттєздатні (Mytrochenko 2007). Натомість у К-6 життєздатність пилку та виповненість шишок насінням в окремі роки майже не відрізняється від норми. Чому у Ск-7 не утворюються тетраваленти – не з'ясовано. Можливо, це залежить від розміру фрагментів, якими обмінялися хромосоми. Утворення тетравалентів у К-6 за зниженої температури можна пояснити так: синапсис гомологічних ділянок гомологічних хромосом є ускладненим, а в разі зниження температури збільшується тривалість профазі, що сприяє цьому процесу.

Отже, незважаючи на підвищену продуктивність і стійкість плюсових дерев сосни, що містять у геномах мутації мей-генів та перебудови хромосом, генеративна сфера більшості з них виявляє значну чутливість до температурного режиму під час проходження мейозу в процесі мікроспорогенезу. Це може збільшувати рівень мінливості за роками пилкової та насінної продуктивності у цих дерев. Окремі автори вважають, що присутність таких дерев на лісонасінних плантаціях є небажаною не тільки через зменшення врожайності насіння, але й через погіршення його якості (Butorina & Pozhidayeva 1981). Із цим твердженням ми частково не погоджуємося. Особливо це стосується дерев із перебудовами хромосом у геномах. У значній частини потомків таких дерев присутні перебудови хромосом у

гетерозиготному стані, тому що в разі відсутності синапсису і кросинговеру в інвертованих ділянках хромосом та почергового типу розходження хромосом за наявності транслокації, інверсії та транслокації передаються певній кількості потомків як доміантний суперген у незмінному вигляді. Так, аналіз шишок родин від вільного запилення на родинній насінній плантації виявив, що серед потомків К-6 59 % дерев мають череззерність шишок; серед потомків Д-9, Д-12 – 24–28 %. Серед потомків плюсових дерев І-2, І-6, І-7, у мейозі яких особливих порушень не виявлено, таких дерев всього 5–6 % (дані не опубліковані).

Дослідження сімей плюсових дерев сосни з Київської області у 30-річних випробних культурах засвідчили перевагу за ростом сімейних дерев із перебудовами хромосом у геномах. Деяку іншу картину виявлено у сімей плюсових дерев мейотичних мутантів (*ds*, *ms43*) із Харківської області. Оскільки мутантні мей-гени є рецесивними і виявляються лише в гомозиготному стані, то потомство цих дерев, імовірно, буде гетерозиготним за цими генами. Чи мають якусь перевагу гетерозиготи за стійкістю та ростом – невідомо, але дослідження 12- та 14-річних родин від діалельних схрещувань, в яких обоє чи один із батьків є мейотичним мутантом, не виявило ані переваги, ані якогось значного погіршення росту. Ці родини ростуть на рівні контрольних варіантів (Mytrochenko et al. 2010). Отже, плюсові дерева з мутаціями мають проблему з передаванням потомству своїх ростових характеристик, хоча значного погіршення інтенсивності росту не виявлено.

Більшість дерев сосен звичайної та кримської з мутантними мей-генами мають високу смолопродуктивність (Butorina et al. 1985). Такі дерева, як відомо, є стійкішими до заселення короїдами.

Плюсові дерева сосни з мутаціями мей-генів (особливо *ds*) та перебудовами хромосом мають одну здатність, яка може виявитися важливішою для майбутнього лісів, ніж просто підвищення їхньої продуктивності. У таких організмів через порушення синапсису та кросинговеру зменшується частота рекомбінації в зонах хромосом, де вона відбувається в нормі, але різко збільшується в зонах, де зазвичай рекомбінація відсутня (Khvostova et al. 1975). Зміна частоти та спектру рекомбінації виявляються навіть у гетерозигот за окремими мутантними мей-генами. Таким чином, незважаючи на зменшення плодючості, мейотичні мутанти та організми з перебудовами хромосом є джерелом незвичних рекомбінантів, серед яких можуть виявитися форми, здатні добре пристосовуватися до несприятливих умов середовища (Zhuchenko & Korol 1985).

Ми вважаємо, що з огляду на характеристики цих плюсових дерев, ними не слід нехтувати під час створення насінних плантацій. Дерев з мутаціями мей-генів і перебудовами хромосом у геномах, а також їхні потомства необхідно використовувати як базу для подальших селекційних програм, де за допомогою спеціальних схем схрещувань (бекросів) можливо отримати потомство з високою часткою високопродуктивних, стійких гомозигот, уникаючи значного рівня інбридингу.

Висновки. Генеративна система більшості досліджених плюсових дерев сосни звичайної з мутаціями мей-генів та перебудовами хромосом у геномах відзначається підвищеною чутливістю до зміни температурного режиму під час проходження мейозу в процесі мікроспорогенезу.

Високою термочутливістю вирізняються мутантні мей-гени, що контролюють певні процеси синапсису та рекомбінації (*ds I* та *ds II*), а також перебудови хромосом, кількість порушень, спричинених якими у мейозі, залежить від процесів синапсису та рекомбінації (інверсії, транслокації). У дерев з інверсіями частка мікроспороцитів із порушеннями збільшувалася у міру зростання температури, а з транслокацією – утворення тетравалентів відбувалося у разі зниження температури.

Серед мутацій мей-генів, що порушують будову веретен поділу (*ms43*, *ps* + *tps*), значна термозалежність виявилася у *ps* + *tps*. Зміна температурного режиму на експресію мутантного мей-гена *ms-43* не вплинула.

Значна кількість дерев із мутаціями мей-генів та перебудовами хромосом у геномах серед плюсових дерев сосни в окремих регіонах наводить на думку щодо наявності в них певних генетичних факторів, які надають їм перевагу за ростом завдяки високій конкурентноздатності в оптимальних умовах існування або ж стійкості в несприятливих умовах. Тому ними не слід нехтувати під час створення насіннєвих плантацій. Такі дерева слід ретельного вивчати та зберігати на архівно-маточних плантаціях, а їхні потомства – залучати до селекційних програм.

ПОСИЛАННЯ – REFERENCE

- Bogdanov, Yu. F.* 2003. Variation and evolution of meiosis]. Russian Journal of Genetics, 39(1): 453–473 (in Russian).
- Butorina, A. K. and Pozhidayeva, I. M.* 1981. Use of gene mutants in the breeding of forest tree species. In: Development of the fundamentals of tree breeding systems. Proceedings of the meeting. Riga, p. 39–42 (in Russian).
- Butorina, A. K., Muraya, L. S., Mashkina, O. S., Visotskaya, A. A.* 1985. The new type of meiotic mutation in pine]. Russian Journal of Genetics, 1: 103–111 (in Russian).
- Butorina, A. K., Muraya, L. S., Ryazantseva, L. A.* 1988. Cytogenetical and biochemical investigation of pine trees (*Pinus sylvestris* L.) differing in resin productivity]. Russian Journal of Genetics, 21(5): 889–899 (in Russian).
- Gershenson, S. M.* 1983. Principles of contemporary genetics. Kyiv, Naukova dumka, 560 p. (in Russian).
- Khvostova, V. V., Bohdanov, Yu. F., Yachevskaya, Y. L. et al.* 1975. Cytology and genetics of meiosis. Moscow, Nauka, 312 p. (in Russian).
- Kuznetsova, N. F.* 2010. Sensitivity of Scots pine generative sphere to drought. Russian Journal of Forest Science [Lesovedenie], 6: 46–53 (in Russian).
- Kuznetsova, N. F. and Mashkina, O. S.* 2011. Reaction of Scots pine to stress and its results at ontogenesis and under change of generations. Conifers of the Boreal Area, 28(1–2): 83–90 (in Russian).
- Lakin, H. F.* 1990. Biometrics. Moscow, Vysshaya shkola, 352 p. (in Russian).
- Mytrochenko, V. V.* 2004. Disturbances in meiosis at microsporogenesis and gametophytic seedbuds viability in pine plus-trees of Kharkov Region. Forestry and Forest Melioration [Lisivnytstvo i ahrolisomelioratsiya], 106: 199–209 (in Ukrainian).
- Mytrochenko, V. V.* 2006. Genetic dependence of disturbance in reproduction in Scots pine plus-trees. In: Proceedings of International Scientific Conference. Lviv, p. 162–164 (in Ukrainian).
- Mytrochenko, V. V.* 2007. Pollen viability in Scots pine plus-trees with different types disturbances meiosis at microsporogenesis. Bulletin of Taras Shevchenko National University of Kyiv, 12–14: 157–161 (in Ukrainian).
- Mytrochenko, V. V. and Shlonchak, H. A.* 2004. Dynamics of cytogenetic disturbances in meiosis at microsporogenesis in Scots pine from Chernobyl nuclear-power plant Accident Area. In: Forest radioecology problems. Forest. Human. Chernobyl. Proceedings of Forest Institute of National Academy of Science of Belarus, Gomel, 61: 234–236 (in Russian).
- Mytrochenko, V. V., Shlonchak, H. A., Shlonchak, H. V.* 2010. Comparative analysis of progenies growth of pine plus-trees from Kharkiv and Kyiv Regions with disturbances and without it in generative sphere. In: Proceedings of Scientific Conference. Kharkiv, p. 132–134 (in Ukrainian).
- Noskova, N. Y. and Tretyakova, I. N.* 2011. Scots pine reproduction in global climate change condition and strategic way of species preservation. Conifers of the Boreal Area, 28(1–2): 41–46 (in Russian).
- Peremyslova, E. E.* 2006. Use of homeotic mutation tasselseed2 for investigation of the action of maize meiotic genes micro- and megasporogenesis. Russian Journal of Genetics, 42(4): 519–529 (in Russian).
- Petin, V. H., Zhukovskaya, H. P., Pantyukhina, A. H., Rassokhina, A. V.* 1999. Low doses and problems of synergistic interaction of environmental factors. Radiation Biology. Radioecology, 39(1): 113–126 (in Russian).
- Pravdin, L. F.* 1964. Scots pine. Variability, intraspecific systematics and breeding. Moscow, Nauka, 161 p. (in Russian).
- Reich, P.B. and Oleksyn, J.* 2008. Climate Warming will Reduce Growth and Survival of Scots Pine Except in the Fare North. Ecol. Lett., 11(6): 588–597.
- Shoferistova, E. H.* 1973. For the methods of chromosomes and pollen dyeing. Botanical journal, 58(7): 1011–1012 (in Russian).
- Suntsov, A. V.* 1985. About some reasons for the decrease in seed productivity of Scots pine at the southern limit of its growth. In: Sexual reproduction of coniferous plants. Proceedings of the Second All-Union Meeting. Novosibirsk, p. 111–112. (in Russian).
- Veileux, R. E. and Lauer, F. I.* 1981. Variation of 2n pollen production in clones of *Solanum phureja* Juz. and Buk. Theor. Appl. Genet., 59: 95–100. <https://doi.org/10.1007/BF00285897>
- Zhuchenko, A. A. and Korol, A. B.* 1985. Recombination in evolution and breeding. Moscow, Nauka, 400 p. (in Russian).

Mytrochenko V. V.

EFFECT OF TEMPERATURE ON MEIOSIS IN SCOTS PINE PLUS TREES WITH MEIOTIC MUTATIONS AND CHROMOSOME REARRANGEMENTS IN THEIR GENOMES

Ukrainian Research Institute of Forestry and Forest Melioration named after G. M. Vysotsky

The influence of temperature on the frequency of typical aberrations at meiosis in Scots pine plus trees with meiotic mutations and chromosomal rearrangements was studied. The research was carried out at the clonal archive in Staropetrovsk Forestry in State Enterprise “Kyiv Forest Research Station” in the year 2003 (with average daily temperature during meiotic divisions +15,8° C) and in the year 2004 (+10,8° C). In the meiosis phase the generative sphere of the majority Scots pine plus trees was characterized by an increased sensitivity to temperature influence. It was determined that the mutant meiy-genes *ds*, *ps* + *tps* expression increases when a temperature is high. However, the *ms43* does not depend on the temperature regime. In the trees with inversions, a part of aberrant microsporocytes increased when the temperature became higher. At that, the study showed quadrivalents formation in the trees with translocation when temperature decreased.

Key words: Scots pine, microsporogenesis, meiosis, meiotic gene mutations, chromosomal rearrangements, temperature sensitivity.

Митроченко В. В.

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ПРОХОЖДЕНИЕ МЕЙОЗА У ПЛЮСОВЫХ ДЕРЕВЬЕВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ С МЕЙОТИЧЕСКИМИ МУТАЦИЯМИ И ПЕРЕСТРОЙКАМИ ХРОМОСОМ В ГЕНОМАХ

Український научно-дослідницький інститут лісного господарства і агролісомеліорації ім. Г. Н. Высоцького

Изучено влияние температуры на проявление мейотических мутаций (*ds*, *ms43*, *ps* + *tps*) и перестроек (инверсии, транслокации) в мейозе микроспорогенеза плюсовых деревьев сосны обыкновенной. Исследования проводили на клоновом архиве в Старопетровском лесничестве ГП «Киевская ЛНИС» в 2003 г. (среднесуточная температура в период мейоза составляла +15,8°С) и в 2004 г. (+10,8°С). В фазе мейоза генеративная система большинства исследованных деревьев отличается повышенной чувствительностью к температуре окружающей среды. Установлено, что экспрессия мутантных мей-генов *ds*, *ps* + *tps* возрастает с повышением температуры, а *ms43* – от температурного режима не зависит. У деревьев с инверсиями доля микроспороцитов с нарушениями увеличивалась при повышении температуры, а с транслокацией – образование тетравалентов наблюдалось при снижении температуры.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, микроспорогенез, мейоз, мутации мейотических генов, перестройки хромосом, температурная чувствительность.

E-mail: klnds@ukr.net

Одержано редколегією 02.06.2020