

ГЕНОМНЫЙ АНАЛИЗ АЛЛОГЕКСАПЛОИДНЫХ ГИБРИДОВ ХЛОПЧАТНИКА

АХМЕДОВА Дильфуза Махаммадовна

Ферганский государственный университет,
доцент кафедры «Экология», кандидат биологических наук.

ahmedova1965@gmail.com



<https://doi.org/10.24412/2181-2993-2022-2-8-15>

АННОТАЦИЯ

В данной статье приводятся данные исследования относительно мейоза индуцированных аллогексаплоидов. На основании полученных данных и других исследований обсуждается вопрос происхождения тетраплоидного хлопчатника.

Ключевые слова: Мейотический индекс, хромосома, конъюгация, бивалент, унивалент, мультивалент, фертильность пыльцы.

ABSTRACT

This article presents research data on meiosis-induced allohexaploids. Based on the obtained data and other studies, the issue of the origin of tetraploid cotton is discussed.

Key words: Meiotic index, chromosome, conjugation, bivalent, univalent, multivalent, pollen fertility.

ВВЕДЕНИЕ (Introduction)

Изучение конъюгации хромосом в мейозе у межвидовых гибридов и амфидиплоидов служит одним из наиболее эффективных методов установления филогенетических взаимоотношений между видами. Путем геномного анализа удалось выяснить наличие гомеологичных групп хромосом у разных представителей рода *Gossypium*.

В настоящее время путем цитогенетического анализа установлена геномная структура в видов рода *Gossypium*. Выявлены интересные данные о кариотипах диких диплоидов и полиплоидов хлопчатника и взаимовлияны их геномов в едином генотипе. Показывая явное отличие родительских видов по геномам, одновременно их частичная гомеологичность (1,2).

В результате цитологического анализа межвидовых амфидиплоидных гибридных растений выявлены от двух до десяти унивалентов и наблюдалось явление десинапсиса в слабой и средней степени. У 70% изученных гибридов наличие межхромосомных обменов с замыкающим типом и видом больше

объемных кольцевых квадривалентов и структурная гетерозиготность исходных форм свидетельствует о том, что виды хлопчатника *G.hirsutum* L. и *G.arboreum* L. эволюционно являются филогенетическими отдаленными видами (4).

Цитогенетический анализ хромосомных комплексов у различных видов и видов между особенно важен, если эти данные используются для улучшения культурных растений путем гибридизации с ними.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ.

В качестве исходного материала для исследований мы использовали дикие диплоидные виды *G. aridum* (Rose et Standl) Skov., *G. armourianum* Kear., *G.harknessii* Brang, *G. Raimondii* Ulbr. и культурно-тропические формы полиплоидного вида *G. tricuspidatum* Lam.- ssp. *purpurascens* var. *bogota*, var. *el salvador*, ssp. *glabrum* var. *marie galante* сорта вида *G.hirsutum* L. Ташкент-1 и *G. barbadense* C-6037 и гексаплоидные амфидиплоиды, пентаплоиды которые отличаются от исходных видов вегетативной мощностью, более высокой фертильностью.

Для изучения фаз микроспорогенеза 2-5 мм бутоны фиксировали в фиксаторе, окрашивали препаратом 2 %-ным, ацетокармином, с приготовлением временных давленных препаратов. На стадии метафазы 1 определяли характер и число различных ассоциации хромосом. Изучали стадию тетрад микроспор.

В настоящем сообщении приводятся данные исследования относительно мейоза индуцированных аллогексаплоидов. На основании полученных данных и других исследований обсуждается вопрос происхождения тетраплоидного хлопчатника.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ (Discussion and results)

Редукционное деление у гексаплоидных гибридов характеризовалось определенными нарушениями в мейозе. Так, как при инконгруэнтных скрещиваниях родительские формы имеют «несоответствующие» хромосомы, или разные их число, в результате у гибридов возникает нарушения в мейозе, и они оказываются полностью стерильными. В результате удвоения числа хромосом восстанавливается парность хромосом, и следовательно, нормальная конъюгация.

Таким образом, частично преодолевается стерильность гибридов от инконгруэнтных скрещиваний. О сходстве или различие между геномами скрещиваемых видов, а также о роли гибридизации в происхождении

некоторых форм судят по числу конъюгирующих хромосом в метафазе I. Поэтому мы провели подсчет числа конъюгирующих хромосом у межвидовых гибридов и анализ нарушений в мейозе. В большинстве случаев мейоз исследовался у межвидовых гибридов F_1 . Во втором и последующих поколениях в мейозе обнаруживаются значительно меньше нарушений, потомство получается жизнеспособное.

Результаты исследований показывают, что у гибридов не всегда реализуется максимально возможная степень конъюгации и уровень хромосомных аномалий, влияющих на мейоз гибридов, зависит от комбинация скрещиваний.

Как видно из таблицы в мейозе у всех гибридов F_1 в метафазе первого деления было обнаружено значительное число хромосомных ассоциаций различной валентности и некоторое число унивалентов. Нарушения в мейозе была выражены в различной степени и зависили от филогенетической близости видов использованных в скрещиваниях. Отмечено высокая бивалентная конъюгация в комбинациях F_1 . *G. tricuspidatum* Lam.ssp. *purpurascens* var.*el salvador* x *G.raimodii*, Ташкент-1x *G. armourianum*, а низкая у *G. tricuspidatum* Lam. var.*bogota* x *G.aridum*, *G. tricuspidatum* Lam.var.*el salvador* x *G. armourianum*. В комбинации F_1 *el salvador* x *G.raimodii* отмечено нормальная конъюгация с незначительными нарушениями мейоза. Мейоциты содержащие только биваленты в числе 39, составляет $32,67 \pm 2,23$, унивалентов $9,89 \pm 3,24$, мультивалентов $0,55 \pm 0,03$. Униваленты наблюдаются в количестве от 0-30, тривалентов 1, квадринавалентов 2. Мейотический индекс составил $81,8 \pm 1,0$ %, фертильность $91,90 \pm 1,20$.

Детальное цитологические исследований всех стадий мейоза показало, что у изучаемого гибрида наблюдается высокая степень конъюгации хромосом var.*el salvador* и *G raimodii*.

Проведенные нами исследования в направлении цитогенетической характеристики аллогексаплоида и родительских видов, а также сравнительно-морфологический анализ растений дают основание для вывода о вероятном участии предков вида *G. raimodii* в происхождении тетраплоидных Американских хлопчатников в качестве донора генома ДД.

У гибрида F_1 Ташкент-1x*G.armourianum* отмечена нормальная бивалентная конъюгация. Максимальное их число-34,51. Однако высокая конъюгация у этого гибрида не обеспечивала дальнейшего правильного протекания мейоза. На стадии метафазы 1 у гибридов F_1 Ташкент-1x*G. armourianum* 26,0% составляет клетки с выбросами хромосом за пределы веретена (от 1 до 4). Чаше

встречаются клетки с 1-2 отброшенными хромосомами. Макроспоры с одной отброшенной хромосомой -53,3%, с двумя – 33,36 %.

Во втором деления мейоза нарушения уменьшаются, в метафазе 1 96,16 % составляет клетки с правильным делением, в анафазе 1 отдельные хромосомы задерживаются на экваторе и в тетрадах микроспор появляются микроядра (0,32%). Мейотический индекс 98,0, фертильность -96,5+-3,32.

Низкое число бивалентов отмечено у слабо плодовых аллогексаплоидов F_1 var. bogota x *G. aridum*. В метафазе 1 мейоза его в среднем в состав бивалентов –входит 30,7+-1,91 хромосом, мультивалентов 2,88±0,43, а 6,33±1,70 являются унивалентами. В среднем клетку гибрид образовывал в большом количестве хромосом входящих в мультивалентные ассоциации- 7,38 %. Повышенное число мультивалентов, различная их форма (кольца, цепи) и неправильная коориентация центромер сказались в последствии на нарушениях в анафазе 1 мейоза и мейотическом индексе. Наиболее частый тип нарушений в клетках микроспор на стадии M11- выброс хромосом за пределы веретена. Гибриды F_1 отличались между собой по количеству хромосом образующих мультиваленты. Наблюдали варьирование квадринавалентов от 1 до 4.

Нарушение мейоза у гибрида F_1 var. bogota x *G. aridum* на стадии анафазы 1 выражались в задержке терминализации хиазм, отставании хромосом, в неправильном расхождении хромосом когда на одном из полюсов клетки сказывались количество хромосом менее 39. Нарушения в первом и втором делениях мейоза, как следствие, привели к низкому проценту нормальных тетрад и повышенному количеству полиад (16,8-29,5 %). Низкий мейотический индекс (77,7%) вызывая снижение фертильности пыльцы у гибрида, она варьировала от 51 до 97,7%.

Картина конъюгации хромосом в метафазе 1 говорит о том, что геномы D_1 и D_4 *G. tricuspidatum* Lam.ssp. *purpurascens* var. bogota и *G. aridum* не полностью гомологичны.

У гибрида var. el salvador x *G. armourianum* в M1 мейозе в среднем в состав бивалентов входит 30,0±2,48 хромосом, в мультиваленты (в основном тетраваленты) 4,0, а 3,6 являются унивалентами. У гибрида часто возникают мультиваленты. Мультиваленты - это ассоциации в мейозе, состоящие более чем из двух хромосом. У гибридов мультиваленты возникают при конъюгации частично гомологическим хромосом.

Мультивалентный тип конъюгации менее постоянен, чем бивалентный. Поэтому у гибридов var. el salvador x *G. armourianum* и Ташкент-1x*G. armourianum* при наличии одного и того же генома D_{2-2} (*G. armourianum*)

наблюдается изменчивость в образовании мультивалентов. У отдаленных гибридов мультиваленты, так же как и биваленты, склонны к преждевременному расхождению. У гибрида отмечено неравное расхождение хромосом в AI (20), задержка на экваторе унивалентов (25,0) или бивалентов. В МII и АII мейоза у амфидиплоида количество материнских клеток пыльцы с нарушениями снижается, составляя 32,0-20,0 и 20,0-18,0 %. Процесс нормализация мейоза у амфидиплоида количества материнских клеток пыльцы с нарушениями снижается, составляя 32,0-20,0 и 20,0-18,0 %.

В меньшей степени нарушения мейоза отмечены у гексаплоидов *F₁ var. el salvador* x *G armougianum* приводит к образованию нормальных пыльцевых зерен и яйцеклеток, следовательно создаются предпосылки к формированию фертильных растений.

Несмотря на это в первых поколениях гексаплоида еще наблюдается значительное нарушение мейоза. Мейотический индекс гибрида – $89,5 \pm 1,0$, фертильность $86,32 \pm 3,7$.

Судя по частоте нарушений мейозе гибрида *F₁ var. el salvador* x *G armougianum*, можно говорить о неполной гомологии геномов AD_1 и D_{2-2} .

В меньшей степени нарушения мейоза отмечены у аллогексаплоидов *F₁ var. galante* x *G harnessii*. Метафаза первого деления характеризуется неполной конъюгацией хромосом. Биваленты чаще всего в количестве 17-39, число унивалентов соответственно колеблется от 8 до 32, квадринавалентов 3-6. Клетки бивалентов в материнских клетках микроспор – $32,18 \pm 2,38$, унивалентов 5,27, мультивалентов $2,09 \pm 1,35$. Униваленты большей частью представлены забегающими хромосомам в пределах веретена. Биваленты в основном открытого типа, но встречается и закрытого в единичных случаях. На стадии метафазы I 77,8 % составляет клетки с правильным делением. Наиболее частый тип нарушения в остальных материнских клетках микроспор – выброс хромосом за пределы веретена от 2 до 6. Чаще встречаются 6 отброшенными хромосомами (33,2 %). Процессы расхождения хромосом в анафазе I и II протекали нормально. Мейотический индекс составил $73,3 \pm 4,7$. Фертильность пыльцы варьировала от 18,1 до 87,3. Процент бивалентной конъюгации у этого аллогексаплоида довольно высокий (32,18 %), что свидетельствует о некоторой генетической близости *var. galante* и *G harnessii*. Скрещивание этих видов удается сравнительно легко, полученные синтетические амфидиплоиды высоко плодовитости, однако между хромосомами, принадлежащими к различным геномам AD_1 и D_{2-1} родительских форм, существует не полная гомология.

Анализ мейоза в популяции F_2 проводился на случайно отобранной группе растений и все растения оказались с числом хромосом 78. По нашим наблюдениям, фертильность почти всех аллогексаплоидов в F_2 увеличивается за исключением варианта *var.bogota* x *G.aridum*, у которого она снижается.

В гибридной комбинации F_2 *var.bogota* x *G.aridum* на стадии метафазы I и II мейоза чаще встречаются микроспоры с 1-2 отстающими хромосомами, они составляют 60% общего количество клеток имеющих нарушения. Снижение мейотического индекса этих растений, приводит к снижению жизнеспособности микроспор и пыльцы, которая варьирует от 11,11 до 50,0%.

Результаты исследований показывают, что процент стерильности пыльцы зависит от уровня и спектра аномалий. Нарушение гормональности геномов и частичное отсутствие конъюгации хромосом – одна из главных причин появления нарушений при отдаленной гибридизации.

Геномный анализ межвидовых гибридов хлопчатника, полученных от скрещивания разногеномных видов $AD_1 \times D_{2-1}$, $AD_1 \times D_{2-2}$, $AD_1 \times D_4$ $AD_1 \times D_5$, $AD_1 \times D_{2-1} \times AD_2$, $AD_1 \times D_5 \times AD_1$, $AD_1 \times D_5 \times AD_2$ способствовал генетической идентификации по расшифровке геномной структуры культивируемых тетраплоидных видов хлопчатника.

Получено дополнительное подтверждение того, что естественные тетраплоиды произошли путем скрещивания, и что одним из претендентов на роль предков форм их может быть вид *G.raimodii*.

ВЫВОДЫ (Conclusion)

Цитологическое изучение мейоза выявило нормальную бивалентную конъюгацию хромосом у аллогексаплоидных гибридов, имеющих близкородственных родителей и частичную у растений имеющих меньшее геномное родство. В метафазе первого деления аллогексаплоидных гибридов F_1 было обнаружено значительное число хромосомных ассоциаций различной валентности и некоторое число унивалентов.

Судя по частоте нарушений мейозе у гибридов $AD \times D$ виды *G. raimodii*, *G. armourianum* и *G. harnessii* ближе к *G. tricuspidatum* чем, вид *G. aridum*. у гибридов полученных от скрещивания *ssp.var.galante* с представителями D-геномной группой видов хлопчатника отмечен высокий уровень нарушений мейоза, что указывает на меньшую гомологию геномов и самостоятельное положение *var.galante* в AD_1 -геномной группе вида.

Отмечена низкая бивалентная конъюгация в комбинации *G. tricuspidatum ssp. purpurascens var.bogota* x *G. aridum*, что говорит о частично гомологии

геномов АД1 - и Д4 –геномов видов, а высокая у гибридов *G.tricuspidatum el salvador* x *G.raimodii*, и *G.hirsutum* Ташкент-1x *G. armourianum* указывает близкое родство скрещиваемых видов.

Таблица 1

Характеристика мейоза и фертильности пыльцы аллогексаплоидных гибридов F₁

Гибридная комбинация	Изучено клеток в М I	Среднее число на клетку			Мейотический индекс, %	Фертильность пыльцы, %
		унивалентов	бивалентов	мультивалентов		
var. bogota x <i>G.aridum</i>	44	6,33±1,70	30,78±1,91	2,88±0,43	77,7±3,78	83,66±5,16
var. el salvador x <i>G. raimondii</i>	39	9,89±3,24	32,67±2,23	0,55±0,03	81,9±1,01	91,50±1,20
var. el salvador x <i>G. armourianum</i>	42	3,60±0,05	30,00±2,48	4,00±0,22	89,5±1,00	86,32±3,70
var.marie galante x <i>G. harknessii</i>	103	5,27±2,61	32,18±2,38	2,09±1,35	73,3±4,70	64,87±1,58
Ташкент-1 x <i>G. armourianum</i>	69	4,00±1,41	34,51±2,12	1,50±0,50	98,0±0,10	96,52±3,32

REFERENCES

1. Ахмедова Д.М., Лазарева О.Н., Абдуллаев А.А. Сравнительно-морфологическое изучение пыльцы некоторых видов и гибридов хлопчатника //Узб.биол. журн., 1990, № 2. 62-65
2. Ахмедова, Д.М. Цитология межгеномных гибридов хлопчатника. Автореф.дис. На соис.учен.степени к.б.н. (п.19) Ташкент. 1990.
3. Эрназарова, Д.К., Самаян М.Ф. Изучение цитологических особенностей внутри межвидовых тетраплоидных гибридов рода *Gossypium* L. Достижения, проблемы и перспективы агробиологии сельскохозяйственных культур. Материалы Республиканской научно-практической конференции. ИГ и ЭБР АН Уз. (п.249). Ташкент. 2015.

4. Муминов Х.А. Использование A1, A2 геномных видов для обогащения генотипа культурных сортов *G.hirsutum* L. Автореф.дис.док. (Dsc)б.н. Ташкент. 2022.
5. Ahmedova, D., & Akramov, A. (2021, July). USE OF MODERN TECHNOLOGIES IN THE EDUCATION SYSTEM. In *Конференции*.
6. Akhmedova, M., & Akhmedova, D. (2021). Clinical features and risk factors for the development of atopic bronchial asthma combined with allergic rhinositis in children. *ACADEMICIA: An International Multidisciplinary Research Journal*, 11(9), 1015-1020.
7. Закирова, С., Ахмедова, Д., & Артикова, Г. (2021, August). AGROTECHNICAL MEASURES FOR SAND DEVELOPMENT: <https://doi.org/10.47100/conferences.v1i1.1324>. In *RESEARCH SUPPORT CENTER CONFERENCES* (No. 18.06).
8. Zakirova, S., Axmedova, D., & Artikova, G. Z. (2021, July). AGROTECHNICAL MEASURES FOR SAND DEVELOPMENT. In *Конференции*.
9. Abarjon o'g'li, A. A., & Barchinoy, M. (2022). YER USTI VA OSTI SUVLARINI IFLOSLANTIRUVCHI ASOSIY MANBALAR. IJODKOR O'QITUVCHI, 2(20), 216-219.
10. Abarjon o'g'li, A. A. (2022). SHO 'RLANGAN ERLARDA DUKKAKLI DON EKINLARINI EKISHNING AFZALLIGI. INNOVATION IN THE MODERN EDUCATION SYSTEM, 2(18), 351-354.
11. Халматова, Ш., Усманова, Т., & Акрамов, А. (2022). ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ ВОЗДЕЙСТВИЯ ЧЕЛОВЕКА НА РАСТИТЕЛЬНЫЙ И ЖИВОТНЫЙ МИР. THEORY AND ANALYTICAL ASPECTS OF RECENT RESEARCH, 1(5), 547-554.
12. Закирова, С., Ахмедова, Д., Хакимжонова, Н., & Кучкорова, Р. (2021). ПИТАТЕЛЬНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ ПЕСКОВ. *Экономика и социум*, (5-1), 902-906.
13. Ahmedova, D. M., & Maksudova, G. M. (2020). THE ROLE OF MOISTURE AS AN ECOLOGICAL FACTOR IN GROWTH OF COTTON PLANTS. *Theoretical & Applied Science*, (8), 73-76.
14. Ahmedova, D. M., & Maksudova, G. M. (2020). МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ И ГИБРИДОВ ХЛОПЧАТНИКА. *Theoretical & Applied Science*, (5), 84-87.
15. Ahmedova, D. M., & Maksudova, G. M. (2020). Morphology of the pollen of some cotton species and hybrids. *ISJ Theoretical & Applied Science*, 05 (85), 84-87.