

УДК 581.331.2:630\*165.4

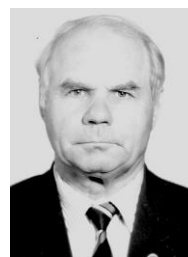
А.А. АФОНИН, Е.Н. САМОШКИН

Брянский государственный педагогический университет  
Брянская государственная инженерно-технологическая академия

Афонин Алексей Алексеевич родился в 1959 г., окончил в 1981 г. Брянский педагогический институт, ассистент Брянского государственного педагогического университета по курсам генетики, цитологии и дарвинизма. Область научных интересов – популяционная биология.



Самошкин Егор Никитич родился в 1934 г., окончил в 1960 г. Всесоюзный заочный лесотехнический институт, доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой дендрологии и лесной селекции Брянской государственной инженерно-технологической академии, академик РАЕН. Имеет более 100 научных работ по генетике и селекции древесных растений.



### **ЗАВИСИМОСТЬ РАЗМЕРОВ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН ИВ ТРЕХТЫЧИНКОВОЙ И ПЕПЕЛЬНОЙ ОТ ЧИСЛА ХРОМОСОМ В КЛЕТКАХ**

Установлена связь числа хромосом и длины пыльцевых зерен, подтверждено наличие анеуплоидных рядов, сделано предположение о существенной роли в эволюции ив анеуплоидии.

The dependence of the number of chromosomes and length of pollen-grains is established. The presence of aneuploideus rows is proved, as well as the proposition is made on the adequate role of aneuploidia willows in the evolution.

Внутривидовая изменчивость длины пыльцевых зерен (ПЗ) ив изучена крайне недостаточно [1]. Отмечается высокий уровень вариабельности в пределах рода, отдельных видов и даже особей. Предполагается, что разнокачественность пыльцы связана с полиплоидией, однако не обнаружены исследования о связи размеров пыльцы с числом хромосом [1, б].

Известно [6], что при увеличении числа хромосом в  $N$  раз размеры ПЗ увеличиваются в  $\sqrt{N}$  раз, что используется при оценке автополиплоидов.

По нашему мнению, можно расширить границы применения этого правила и представить его в виде уравнения

$$X_a / X_0 = (D_a / D_0)^2,$$

где  $X_a$  – число хромосом анеуплоидной особи;

$X_0$  – то же особи с модальными (наиболее часто встречающимися) размерами ПЗ;

$D_a$  – размеры ПЗ анеуплоидной особи;

$D_0$  – модальный размер ПЗ в популяции.

Это соотношение будет выполняться достаточно точно, если толщина экзины незначительна по сравнению с размерами ПЗ, а влияние экологических факторов на размер ПЗ несущественно.

Для анализа отобраны два широко распространенных вида ив: трехтычинковая (*Salix triandra* L.) и пепельная (*S. cinerea* L.) в пойме р. Десны (Брянск). Пойменные ивняки произрастают здесь в оптимальных синэкологических условиях: умеренно развитые аллювиально-луговые почвы с высоким уровнем грунтовых вод, растения не имеют затенения.

Количество хромосом подсчитывали по стандартной методике [3] на давленных препаратах пыльников. Пыльники для цитоанализа получали на срезанных черенках в лабораторных условиях (январь – март).

В период массового цветения отбирали по три сережки с разных побегов каждой особи, анализ ПЗ выполняли без предварительной обработки. Изучение мейоцитов и зрелых ПЗ вели под СМ МБИ-11, увеличение 900-кратное, светофильтр зеленый. С помощью окуляр-микрометра (точность  $\pm 0,8$  мкм) оценивали размер хромосом и определяли длину ПЗ. Материал обрабатывали статистически [2]. Хромосомные числа даны по [5, 7] и результатам прямых подсчетов, терминология – по [1, 4].

При анализе мейоцитов было установлено, что хромосомы в прометафаза первого деления мейоза представляют собой цепочечные ассоциации хроматиновых сегментов. Форма отдельных сегментов округлая или слабоовальная, их диаметр не превышает 1 мкм, причем одиночные сегменты имеют примерно одинаковые размеры. Ассоциации сегментов нестабильны, поэтому каждый сегмент можно считать отдельной хромосомой. Число сегментов изменяется в пределах как вида, так и одного пыльника, что указывает на наличие у ив анеуплоидии и миксоплоидии.

В образцах пыльцы всегда присутствуют два типа ПЗ: мелкие деформированные и крупные правильной эллипсоидальной формы с четко выраженными морфологическими особенностями [1]. Последний тип ПЗ использовали для измерения их длины, затем вычисляли средний размер ПЗ для данной особи.

**Зависимость размеров ПЗ ив трехтычинковой и пепельной от числа хромосом в клетках**

Номер	Длина ПЗ, мкм	$X_a$
-------	---------------	-------

особи	фактическая	расчетная	расчетное	
Ива трехтычинковая				
1	22,82 ± 0,26	22,87	17	- 0,19
2	24,18 ± 0,25	24,18	19	0,00
3	24,18 ± 0,29	24,18	19	0,00
4	24,18 ± 0,31	24,18	19	0,00
5	24,34 ± 0,27	24,18	19	+ 0,59
6	24,45 ± 0,37	24,18	19	+ 0,73
7	24,72 ± 0,20	24,81	20	- 0,45
8	24,74 ± 0,33	24,81	20	- 0,21
9	24,75 ± 0,26	24,81	20	- 0,23
10	24,80 ± 0,28	24,81	20	- 0,04
11	24,82 ± 0,24	24,81	20	+ 0,04
12	24,89 ± 0,55	24,81	20	+ 0,15
13	24,90 ± 0,28	24,81	20	+ 0,32
14	25,02 ± 0,25	24,81	20	+ 0,84
15	25,09 ± 0,26	24,81	20	+ 1,08
16	25,27 ± 0,34	25,42	21	- 0,44
17	25,30 ± 0,20	25,42	21	- 0,60
18	25,37 ± 0,23	25,42	21	- 0,22
19	25,40 ± 0,27	25,42	21	- 0,07
20	25,48 ± 0,12	25,42	21	+ 0,50
21	25,50 ± 0,27	25,42	21	+ 0,30
22	25,80 ± 0,26	26,02	22	- 0,85
23	25,89 ± 0,26	26,02	22	- 0,50
24	25,90 ± 0,40	26,02	22	- 0,30
25	25,91 ± 0,31	26,02	22	- 0,35

Продолжение таблицы

Номер особи	Длина ПЗ, мкм		X <sub>a</sub> расчетное	t <sub>ф</sub>
	фактическая	расчетная		
26	25,95 ± 0,29	26,02	22	- 0,24
27	26,04 ± 0,19	26,02	22	+ 0,11
28	26,04 ± 0,24	26,02	22	+ 0,08
29	26,04 ± 0,31	26,02	22	+ 0,06
30	26,22 ± 0,29	26,02	22	+ 0,69
31	26,31 ± 0,32	26,02	22	+ 0,91
31	26,31 ± 0,32	26,60	23	- 0,90
32	26,32 ± 0,19	26,02	22	+ 1,57
32	26,32 ± 0,19	26,60	23	- 1,47
33	26,38 ± 0,29	26,60	23	- 0,76
34	26,43 ± 0,29	26,60	23	- 0,59
35	26,87 ± 0,25	26,60	23	+ 1,08
36	27,35 ± 0,60	27,18	24	+ 0,28
37	27,40 ± 0,23	27,18	24	+ 0,96
Ива пепельная				
1	26,64 ± 0,35	25,70	25	- 0,17

2	26,43 ± 0,22	26,21	26	+ 1,00
3	28,15 ± 0,29	28,15	30	0,00
4	28,15 ± 0,31	28,15	30	0,00
5	28,63 ± 0,40	28,62	31	+ 0,02
6	28,70 ± 0,51	28,62	31	+ 0,16
7	28,76 ± 0,26	28,62	31	+ 0,54
8	29,58 ± 0,35	29,52	33	+ 0,17
9	29,58 ± 0,25	29,52	33	+ 0,24
10	29,58 ± 0,22	29,52	33	+ 0,27
11	29,72 ± 0,40	29,52	33	+ 0,75
11	29,72 ± 0,40	29,97	34	- 0,63
12	29,92 ± 0,48	29,97	34	- 0,10
13	30,33 ± 0,23	30,41	35	- 0,35
14	30,40 ± 0,29	30,41	35	- 0,03
15	30,67 ± 0,33	30,84	36	- 0,52
16	30,87 ± 0,39	30,84	36	+ 0,08
17	31,28 ± 0,28	31,26	37	+ 0,07
18	31,48 ± 0,31	31,68	38	- 0,65
19	31,62 ± 0,44	31,68	38	- 0,13
20	32,10 ± 0,26	32,10	39	0,00
21	32,57 ± 0,21	32,50	40	+ 0,33
22	32,78 ± 0,44	32,91	41	- 0,30
23	32,98 ± 0,46	32,91	41	+ 0,15
24	33,66 ± 0,35	33,70	43	- 0,11

Примечание. Диплоидное число хромосом по [5, 7] для ивы трехтычинковой 38, 44, 57, 88; для ивы пепельной – 76.  $t_{\phi}$  – различие между фактической и расчетной длиной пыльцевых зерен.

Анализ результатов показывает (см. таблицу), что средние длины ПЗ группируются около некоторых модальных величин, часть результатов повторяется с точностью до 0,01 мкм. Для ивы трехтычинковой модальные числа равны 24,18 и 26,04 мкм, для ивы пепельной 28,15 и 29,58 мкм. В качестве  $D_0$  использовали минимальные модальные числа. На их основе по предложенному уравнению вычисляли теоретические размеры ПЗ с учетом варьирования числа хромосом. Число хромосом, соответствующее каждой модальной величине ПЗ, для конкретного вида определяли на основе возможных фактических чисел хромосом  $X_{\phi}$  в прометафазе первого деления мейоза. Для ивы трехтычинковой  $X_{\phi} = 17 \dots 27$  (наиболее часто встречающиеся 17, 19 и 22); для ивы пепельной – 30, 33, 34, 36, 38, 40, 42, 43, 44 (наиболее часто встречающиеся 33 и 38). Величину  $X_0$  находили в соответствии с принципом максимального правдоподобия путем подбора [2]. Для ивы трехтычинковой при длине ПЗ 24,18 мкм она равна 19 хромосомам, для ивы пепельной при длине ПЗ 28,15 мкм – 30 хромосомам. Максимальные значения модальных величин использовали для проверки правильности расчетов; для ивы трехтычинковой ошибка составила 0,02 мкм (0,08 %), для ивы пепельной – 0,06 мкм (0,2 %).

Таким образом, каждому значению фактической средней длины ПЗ соответствуют определенное число хромосом и расчетная средняя длина ПЗ. Во всех случаях фактическая длина ПЗ отличается от вычисленной недостоверно ( $P > 0,10$ ), т. е. наши предположения не опровергаются.

Наблюдающееся несоответствие модальных чисел хромосом и модальных размеров ПЗ ивы трехтычинковой объясняется тем, что исследованные виды относятся к разным подродам. У ивы трехтычинковой пыльца подобна верхнемеловым видам, она обладает более толстой экзиной примитивной структуры. У ивы пепельной экзина более продвинутая, тонкая, с мелкосетчатой структурой [1]. Отклонения фактической средней длины ПЗ от расчетной можно объяснить наличием миксоплоидии и некоторыми различиями в размерах хроматиновых сегментов.

Таким образом, для изученных представителей рода ива установлена тесная связь между размерами пыльцевых зерен и числами хромосом. Путем цитоанализа в популяциях ивы трехтычинковой и пепельной выявлен высокий уровень изменчивости хромосомных чисел за счет анеуплоидии и миксоплоидии. Однако особенности кариотипа ив (мелкие хромосомы, склонные к образованию цепочечных ассоциаций) затрудняют изучение хромосомного полиморфизма. Установление определенных связей чисел хромосом и изменчивости длины ПЗ позволило подтвердить наличие анеуплоидных рядов у ивы трехтычинковой и констатировать их существование у ивы пепельной, для которой анеуплоидия не была описана ранее.

Выявленный высокий уровень анеуплоидии у ив в сочетании с предложенной методикой выявления анеуплоидов дает возможность использовать ивы в качестве тест-систем для фиксации факторов, повышающих уровень анеуплоидии.

Широкое распространение анеуплоидии у ив следует учитывать в селекции и таксономии. Результаты исследований позволяют предположить, что значительную роль в эволюции ив играет именно анеуплоидия, а не полиплоидия, однако требуется дополнительный популяционно-генетический анализ изменчивости признаков с высоким коэффициентом наследуемости, но слабо зависящих от количества хромосом.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [1]. Куприянова Л.А., Алешина Л.А. Семейство *Salicaceae* Mirbel-Ивовые // Пыльца двудольных растений европейской части СССР. - Л.: Наука, 1978. - С. 119-122. [2]. Львовский Е.Н. Статистические методы построения эмпирических формул. - М.: Высш. шк., 1982. - 224 с. [3]. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. - М.: Колос, 1974. - 122 с. [4]. Ригер Р., Михаэлис А. Генетический и цитогенетический словарь. - М.: Колос, 1967. - 607 с. [5]. Скворцов А.К. Сем. *Salicaceae* Mirbel-Ивовые // Флора европейской части СССР. - Л.: Наука, 1981. - Т. 5. - С. 10-33. [6]. Соколовская А.П. К вопросу о корреляции между числом хромосом и величиной пыльцевого зерна у видов диких растений // Полиплоидия у растений. - М., 1962. - С. 80-82. [7]. Числа хро-

---

мосом цветковых растений флоры СССР/ Под. ред. А.Л. Тахтаджяна. - СПб.: Наука, 1993. - 403 с.

---

Поступила 2 августа 1995 г.