

Лекція 10.

ПОЛІПЛОЇДІЯ

1. Поняття поліплоїдії. Класифікація і основні типи поліплоїдії.
2. Автополіплоїдія.
3. Алополіплоїдія, її роль у відновленні фертильності гібридів. Ресинтез видів.
4. Анеуплоїдія, її види, механізм виникнення.
5. Гаплоїдія.
6. Використання поліплоїдів в селекції рослин.

1. Поняття поліплоїдії. Класифікація і основні типи поліплоїдії

Поліплоїдія (від грец. – багаторазовий) – явище кратного збільшення кількості хромосом. Відкрита у 1890 р.

І. Герасимовим. Термін вперше запропонував Едуард Страсбургер у 1910 р. Поліплоїдія виникає у природі спонтанно, а також може бути викликана штучно внаслідок порушення клітинного поділу.

Організми, що утворені з поліплоїдних клітин, називаються *поліплоїдами*.

Поліплоїдія широко розповсюджена у природі: більше 1/3 всіх видів покритонасінних рослин – поліплоїди. При цьому кількість хромосом у різних видів одного роду є кратним спільному числу, яке називається *основне число хромосом (x)*. Такі види складають *поліплоїдні ряди*.

Рід пшениця (*Triticum*) має більше 20 видів, які поділяються на чотири групи за кількістю хромосом. До першої диплоїдної групи ($2n = 2x = 14$) належать однозернянка (*Tr. monosocum*) та інші види, до другої – тетраплоїдної групи ($2n = 4x = 28$) – пшениця тверда (*Tr. durum*), тургідум (*Tr. turgidum*), польська (*Tr. polonicum*), персидська (*Tr. persicum*), полба (*Tr. dicocum*) та ін., до третьої гексаплоїдної групи ($2n = 6x = 42$) – м'яка (*Tr. aestivum*), карликова (*Tr. compactum*), спельта (*Tr. spelta*) та ін., четверта октаплоїдна група ($2n = 8x = 56$) представлена грибовійною пшеницею (*Tr. fungicidum*).

У інших родів рослин також утворені природні поліплоїдні ряди: суниця (*Fragaria*) – 14, 28, 42, 56; пирій (*Agropyrum*) – 14, 28, 42, 56, 70; щавель (*Rumex*) – 20, 40, 60, 80, 100, 120, 200 та ін.

Серед культурних рослин дуже багато поліплоїдів: пшениця, картопля, овес, цукрова тростина, бавовник, тютюн, суниця, слива, вишня, яблуна та інші. Автополіплоїдія часто супроводжується збільшенням розмірів клітин, пилкових зерен і загальних розмірів організмів. Наприклад, триплоїдна осика ($3x = 57$) досягає гігантських розмірів, довговічна, її деревина стійка до гниття. Серед культурних рослин широко поширені як триплоїди (суниця, яблуна ($3x = 51$), кавуни, банани, чай, цукровий буряк), так і тетраплоїди (жито, конюшина, виноград). Ці рослини відрізняються підвищеною цукристістю, підвищеним вмістом вітамінів.

Поліплоїдні форми трапляються у багатьох рослин. Не виключено, що еволюція деяких груп квіткових рослин йшла шляхом поліплоїдизації. Більшість культурних рослин – поліплоїдні, вони економічно доцільніші за диплоїдні. У поліплоїдних рослин клітини зазвичай мають більші розміри і вся рослина більша за диплоїдну. Поліплоїди часто стійкіші до несприятливих факторів середовища. На півночі і в горах багато видів рослин – поліплоїдні.

Поліплоїдні рослини часто характеризуються зміною своїх морфобіологічних особливостей у порівнянні з диплоїдними видами. Ці зміни виражаються у збільшенні ядер та клітин, пилкових зерен та в цілому органів рослин: листків, квіток, плодів і насіння. Проте є серед поліплоїдів є форми, що поступаються за розмірами диплоїдам.

Багато поліплоїдних природних видів мають підвищену стійкість до захворювань, в той

час як диплоїдні види сильно пошкоджуються хворобами. Для поліплоїдів також властива морозостійкість, цукристість (цукрові буряки) тощо. Негативний ефект поліплоїдії виражається у зниженні продуктивності насіння та подовженні вегетаційного періоду.

Розрізняються 2 типи виникнення поліплоїдії: *мітотичний* та *мейотичний*. Поліплоїдні форми виникають переважно в результаті порушень мітозу; мейотична поліплоїдія виникає рідше, тому вірогідність утворення і злиття нередукованих гамет дуже невелика.

Методів отримання поліплоїдних рослин досить багато. Переважна кількість із них ґрунтується на використанні *колхіцину* ($C_{22}H_{25}NO_6$) – речовини із групи алкалоїдів. Добувають його із рослини пізньоцвіт осінній (*Colchicum autumnale*). Слабкий розчин колхіцину блокує процес утворення веретена поділу. Тому у мітозі хромосоми не розходяться до полюсів, клітина не ділиться і утворюється ядро із подвоєною кількістю хромосом. Для отримання поліплоїдів використовують 0,1-0,25%-й водний розчин колхіцину, яким обробляють проростки насіння чи верхівки молодих пагонів. Поліплоїди можна також отримувати за допомогою аценафтена.

Розрізняють три основні групи поліплоїдів: *автополіплоїди*, *алополіплоїди* та *анеуплоїди*.

2. Автополіплоїдія – кратне (більш ніж удвічі) збільшення клітинах організму вихідного, характерного для виду хромосомного набору.

Розрізняють *автополіплоїдію збалансовану*, яка характеризується утворенням клітин з парним числом хромосом ($4n$ – тетраплоїдні, $6n$ – гексаплоїдні і т.д.) і *незбалансовану*, при якій утворюються клітини з непарним числом хромосом ($3n$ – триплоїдні, $5n$ – пентаплоїдні тощо). При статевому розмноженні збалансовані автоплоїди нормально плодючі, а незбалансовані – безплідні.

Поліплоїдія ускладнює механізм успадкування, оскільки збільшується кількість хромосом і генів, що контролюють різні ознаки, по-іншому відбувається їх взаємодія.

Тетраплоїд, гетерозиготний за 1 парою алелів *AAaa*. При правильному розходженні хромосом у мейозі утворюють три типи гамет у співвідношенні *1AA:4Aa:1aa* і відповідно цього у F_2 при повному домінуванні відбудеться таке розщеплення (5 генотипів):

♀♂	<i>1AA</i>	<i>4Aa</i>	<i>1aa</i>
<i>1AA</i>	<i>1AAAA</i>	<i>4AAaa</i>	<i>1AAaa</i>
<i>4Aa</i>	<i>4AAaa</i>	<i>16AAaa</i>	<i>4Aaaa</i>
<i>1aa</i>	<i>1AAaa</i>	<i>4Aaaa</i>	<i>1aaaa</i>

Ці 5 генотипів отримали назви: *квадриплекс* (*AAAA*), *триплекс* (*AAaa*), *дуплекс* (*AAaa*), *симплекс* (*Aaaa*) та *нуліплекс* (*aaaa*) відповідно кількості домінантних алелів.

Таким чином, розщеплення у F_2 по фенотипу тетраплоїда *AAaa* буде у співвідношенні 35:1 (всі особини, що мають хоч один домінантний ген *A*, фенотипічно будуть однакові).

Проте, у тетраплоїдів може відбуватися і неправильне розходження хромосом. Так як усі хромосоми гомологічні, вони можуть утворювати при кон'югації триваленти або уніваленти (лише одна хромосома із четвірки). У мейозі такі хромосоми можуть розходитись у співвідношенні 3 : 1 і гамети міститимуть відповідну кількість алелів гена. (*AAa* та *a*). Такі гамети, як правило, виявляються нежиттєздатними, а їх поєднання призводить до утворення нежиттєздатних зигот.

Однією із негативних особливостей штучно отриманих автоплоїдів є зниження їх фертильності, тобто здатності до розмноження. Це пояснюється різними аномаліями в мікро- та макрогенезі, які призводять до утворення маложиттєздатних гамет із незбалансованою кількістю хромосом. На відмінну від штучних, природні автополіплоїди мають високу фертильність. Це пояснюється тим, що вони пройшли через тривалий відбір, який зберігав ті з них, які були добре пристосовані до умов середовища та мали збалансований мейоз.

Для деяких видів рослин оптимальним рівнем плоїдності є триплоїдний. Наприклад, у цукрового буряка триплоїдні гібриди ($3n = 27$) виявились більш продуктивними, ніж диплоїдні і тетраплоїдні сорти та гібриди. Вони характеризуються більш високим рівнем цукристості коренів при їх достатній середній масі. Отримані триплоїдні гібриди кормових буряків, винограду ($3n = 57$), бананів і навіть кавунів ($3n = 33$) (Японія, США).

3. Алополіплоїдія – поєднання в клітинах організму хромосомних наборів від різних видів або родів. Так, при схрещуванні пшениці, що має 42 хромосоми і жита, що має 14 хромосом утворюється гібридна зигота з 28 хромосомами.

Алополіплоїди, створені внаслідок подвоєння у гібридів гаплоїдних хромосомних наборів двох видів або родів називають *амфідиплоїдами*; алополіплоїди, які мають три гаплоїдних набори хромосом, що належать різним видам, називають *алотриплоїдами*, п'ять – *алопентаплоїдами* тощо.

Алотетраплоїдна тверда пшениця ($2n = 4x = 28$) – *Triticum durum* із двома геномами А і В виникла приблизно 10000 років тому шляхом природної гібридизації *Triticum urartu* і *Aegilops speltoides*. Гексаплоїдна м'яка пшениця ($2n = 42$) виникла пізніше шляхом природної гібридизації *Triticum durum* ($2n = 28$) і *Aegilops squarrosa* ($2n = 14$), що привніс у неї третій геном – D, і наступного множення числа хромосом у гібрида.

При схрещуванні двох різних видів чи родів, як правило, виникають безплідні нащадки, оскільки у них хромосоми різняться за будовою і тому не здатні до кон'югації.

За допомогою алополіплоїдії вченим удалося здійснити *ресинтез* кількох видів рослин. Так, ще в 1944 р. Х. Кіхара, а в 1946 р. Мак-Фаден і Сірс схрестили дику пшеницю (*Triticum durum*) з *Aegilops squarrosa* і шляхом подвоєння числа хромосом одержали форму, що повторила м'яку пшеницю (*Triticum aestivum*) ($2n = 6x = 42$).

В 1944 р. Антон Романович Жебрак схрестив тверду пшеницю *Triticum durum* (28 хромосом) з *T. monosoccosum* (14 хромосом). В одержаних стерильних гібридів він подвоїв число хромосом, у результаті чого було відтворено м'яку 42-хромосомну пшеницю (*Triticum aestivum*).

В пшениці *T. monosoccosum* хромосоми представлені АА-геномами (14 хромосом), в 28-хромосомній – ААВВ-геномами, а в 42-хромосомній м'якій пшениці – ААВВСС-геномами. З'ясувалось, що хромосоми А-геному належать пшениці *T. monosoccosum*, а хромосоми В-, С-, Д-геномів, котрі входять до складу каріотипів 28- та 42-хромосомних пшениць, походять від різних видів роду *Aegilops*. Наприклад, від схрещування *T. monosoccosum* × *A. speltoides* з наступним подвоєнням хромосом утворюється 28-хромосомна пшениця *T. dicocoides* з ААВВ-геномами.

В.А. Рибін у 30-х роках ресинтезував домашню сливу (*Prunus domestica*, $2n = 48$) шляхом схрещування терну (*Prunus spinosa*) ($2n = 32$) з аличею (*Prunus divaricata*) ($2n = 16$) і наступного подвоєння числа хромосом у гібридів.

Алополіплоїдія має значення для процесів видоутворення. Створений у 1924 році Г.Д. Карпеченко *капустяно-редьковий гібрид* був перший вид рослин, створений людиною (рис. 24). Він був не лише фертильним, але й константним, тобто не розщеплювався при розмноженні, тому що хромосоми редьки та капусти між собою не перекомбінувались.

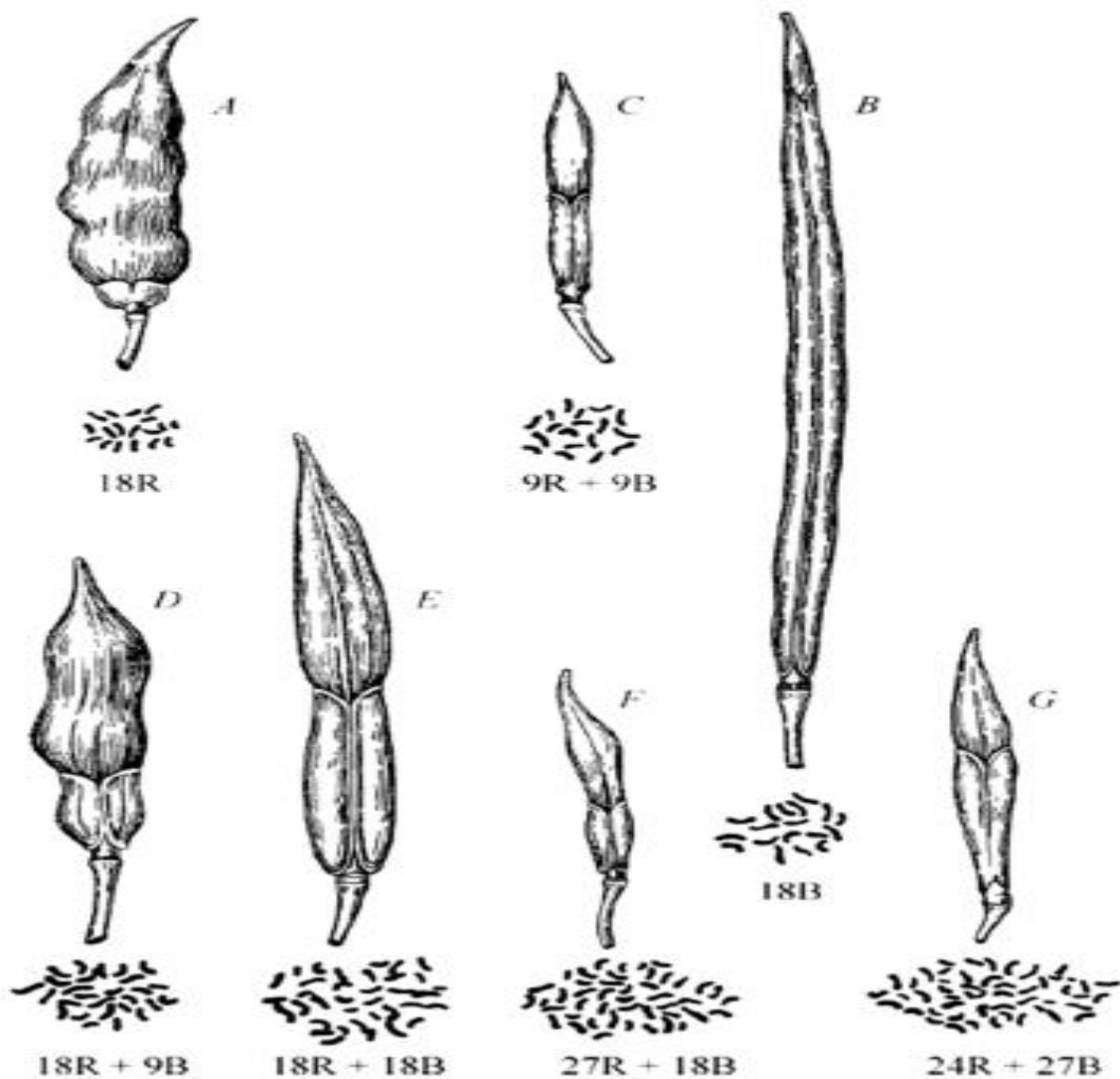


Рис. 1. Капустяно-редьковий гібрид – рафанобрасика

Raphanus (A), *Brassica* (B), ди- (C), три- (D), тетра- (E), пентаплоїдний (F) та гексаплоїдний (G) гібриди; R – хромосоми *Raphanus*, B – хромосоми *Brassica*

4. Анеуплоїдія – зміна числа хромосом у клітинах організму, пов'язана з втратою або додаванням до хромосомного набору однієї або більше хромосом. Буває переважно результатом порушень мейозу при утворенні статевих клітин. При цьому порушується збалансоване число хромосом у наборах. Організми з некрратним галюїдному набором хромосом називаються *анеуплоїдами*. Розрізняють кілька форм анеуплоїдів: *моносоміки*, *нулісоміки* та ін. У моносоміків відсутня одна із гомологічних хромосом якоїсь пари ($2n - 1$), а в нулісоміків – повністю випадає одна пара гомологічних хромосом ($2n - 2$).

Анеуплоїди, у яких повний набір збільшений на одну хромосому, називають *трисоміками* ($2n+1$), а якщо таких додаткових хромосом виявиться дві, це будуть *тетрасоміки*. Частота виникнення анеуплоїдів у різних видів різна. У пшениці вона дорівнює 1%, у людини $\approx 6\%$. При опроміненні іонізуючою радіацією величина анеуплоїдії значно зростає.

Анеуплоїди використовуються для встановлення ролі кожної хромосоми і локалізованих у ній генів для визначення ряду морфологічних ознак. Для цього використовують т.з. *метод нулісомного аналізу*, суть якого полягає у порівнянні розвитку

певних ознак у нулісоміка ($2n - 2$) і дисоміка ($2n$). Таким чином вдається визначити локалізацію генів, що відповідають за розвитком тієї чи іншої ознаки.

Гаплоїдія – наявність у клітинах одинарного, гаплоїдного хромосомного набору. Тобто, *гаплоїди* – організми, у яких міститься вдвічі менше хромосом (n), ніж у вихідних форм. Є результатом розвитку зародка без запліднення: з яйцеклітини, синергіди, антиподи чи пилкового зерна.

Розрізняють природну та штучну гаплоїдію. Штучна гаплоїдія у вищих організмів виникає внаслідок віддаленої гібридизації, дії незвичайної температури та ін. факторів.

Одною із найхарактерніших ознак гаплоїдів – зменшення розмірів всіх клітин і органів. Оскільки у гаплоїдів одинарний набір хромосом (n), у їх фенотипі можуть проявлятися не лише домінантні, а й рецесивні гени. Фертильність гаплоїдів залежить від їх походження, тобто, яка форма була вихідною для отримання гаплоїда. Так, у моно гаплоїдів та алополігаплоїдів (утворені від диплоїдів і алополіпloidів відповідно) мейоз сильно порушується і вони є високостерильними. У автополігаплоїдів (утворені від автополіпloidів) мейоз відбувається більш правильно і вони мають високу фертильність.

Для штучного отримання гаплоїдів використовують такі **методи**:

- запилення чужим пилком;
- запилення пилком, обробленим рентгенівським промінням;
- метод андрогенезу (гаплоїдні рослини отримують із пилкових зерен (тютюн, пшениця, ячмінь);
- метод "бульбозум" (запилення пилком дикого ячменю *Hordeum bulbosum*, $2n = 14$; в зиготі хромосоми *Hordeum bulbosum* елімінуються, а гаплоїдний зародок дає початок гаплоїдній рослині ячменю);
- близнюковий метод та ін.

5. Використання поліплоїдів в селекції рослин

Явище гаплоїдії останнім часом привертає все більшу увагу селекціонерів. Використання гаплоїдних рослин дозволяє вирішувати цілий ряд як теоретичних, так і практичних завдань:

- вивчення генетики й еволюції культурних рослин;
- визначення геномного складувидів, уточнення їх таксономічного положення;
- дослідження впливу дози геномів у поліплоїдних рядах;
- з'ясування походження й генетичні причини апоміксису
- відновлення фертильності у віддалених гібридів;
- закріплення гетерозису – підвищеної життєздатності гібридів першого покоління;
- створення нових та проведення ресинтезу існуючих видів рослин;
- підвищення продуктивності культур та інші.

На цьому явищі засновані методи одержання з гаплоїдів гомозиготних диплоїдних ліній, а також найбільш вдалих рекомбінацій генів при комбінаційній селекції.

Шляхом подвоєння числа хромосом у гаплоїдів можна відразу створити гомозиготні лінії, на виділення яких при селекції на гетерозис у перехреснозапилюваних культур доводиться затратити до 7-10 років.