

A close-up photograph of a young plant seedling with two bright green, rounded leaves. The seedling is growing out of a dark, textured soil. The background is a light, sandy surface with some dark, irregular shapes.

Мейоз амфигаплоидов: курс на выживание

Логинова Д.Б.

1. Полиплоидия

2. Реорганизация генома у аллополиплоидов

3. Мейоз амфигаплоидов

1. Полиплоидия

2. Реорганизация генома у аллополиплоидов

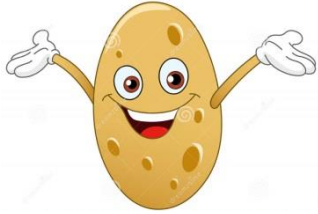
3. Мейоз амфигаплоидов

По разным оценкам от 30% до 70%

видов растений - полиплоиды

Munzing (1936) Darlington (1937)	→	50%
Stebbins (1950)	→	30-35%
Grant (1963) (виды, у которых > 28 хромосом)	→	47%
Goldblatt (1980) (виды, у которых > 18 хромосом)	→	70%

А́втополиплоиди́я — наследственное изменение, кратное увеличение числа наборов хромосом в клетках организма одного и того же биологического вида.



Картофель
(*Solanum tuberosum* L.)



Сахарный тростник
(*Saccharum officinarum* L.)

А́ллополиплоиди́я — кратное увеличение количества хромосом у гибридных организмов. Возникает при межвидовой и межродовой гибридизации.



Хлопок
(*Gossipium hirsutum*,
G. barbedense)



Пшеница
(*Triticum aestivum* L.)

Палеоплоидия — авто- и алло- полиплоидия, которая произошла по крайней мере несколько миллионов лет назад.

Палеоплоидия — авто- и алло- полиплоидия, которая произошла по крайней мере несколько миллионов лет назад.

Важно

Большинство **палеополиплоидов** в процессе эволюции теряют свой полиплоидный статус (посредством реорганизации генома) и в настоящее время считаются **диплоидами**

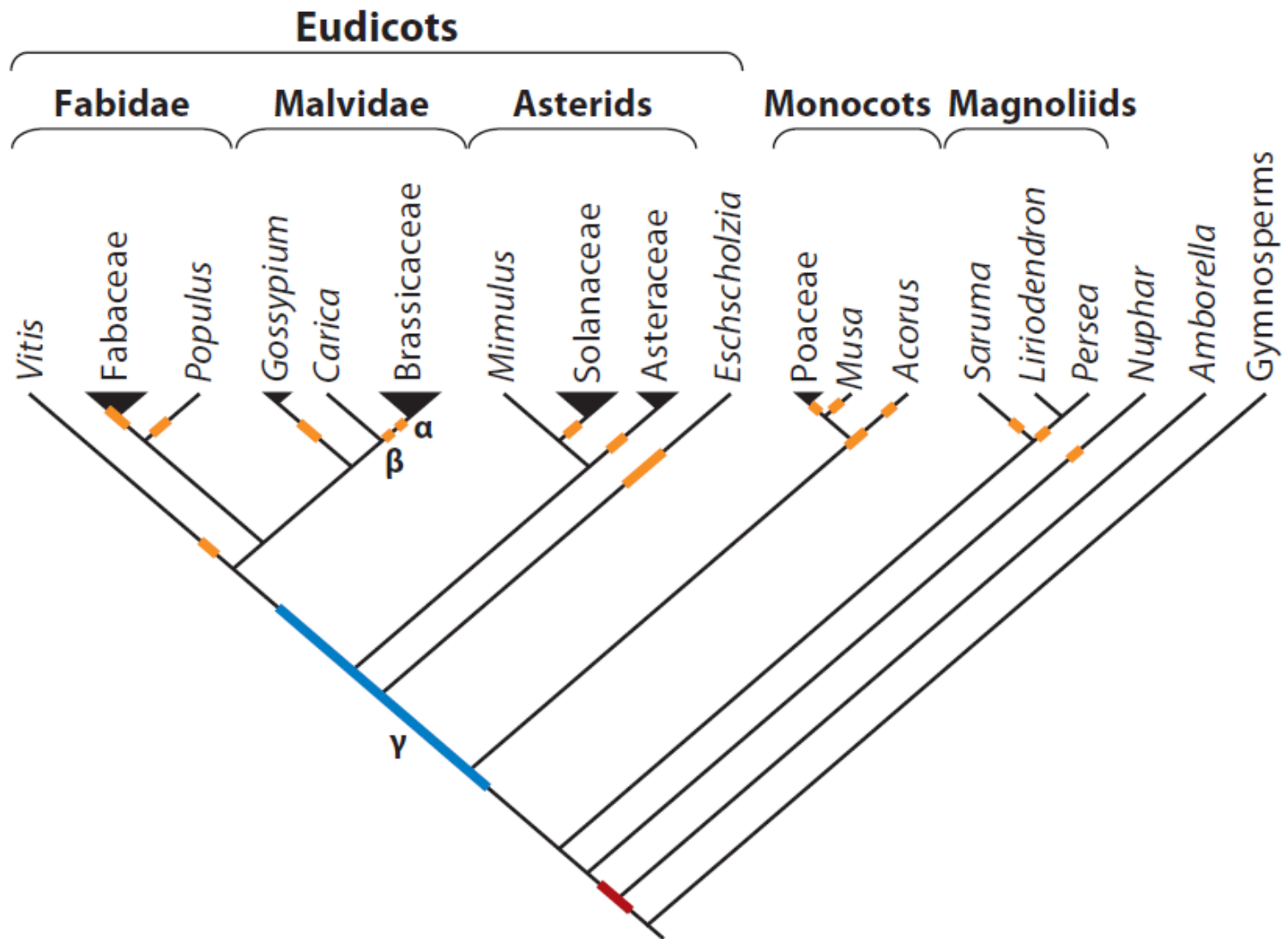
Яркий пример – растения семейства злаков (мятликовые)
Цингерия и Колподиум – палеополиплоиды с кариотипом $2n=4$

Colpodium versicolor
Zingeria biebersteiniana

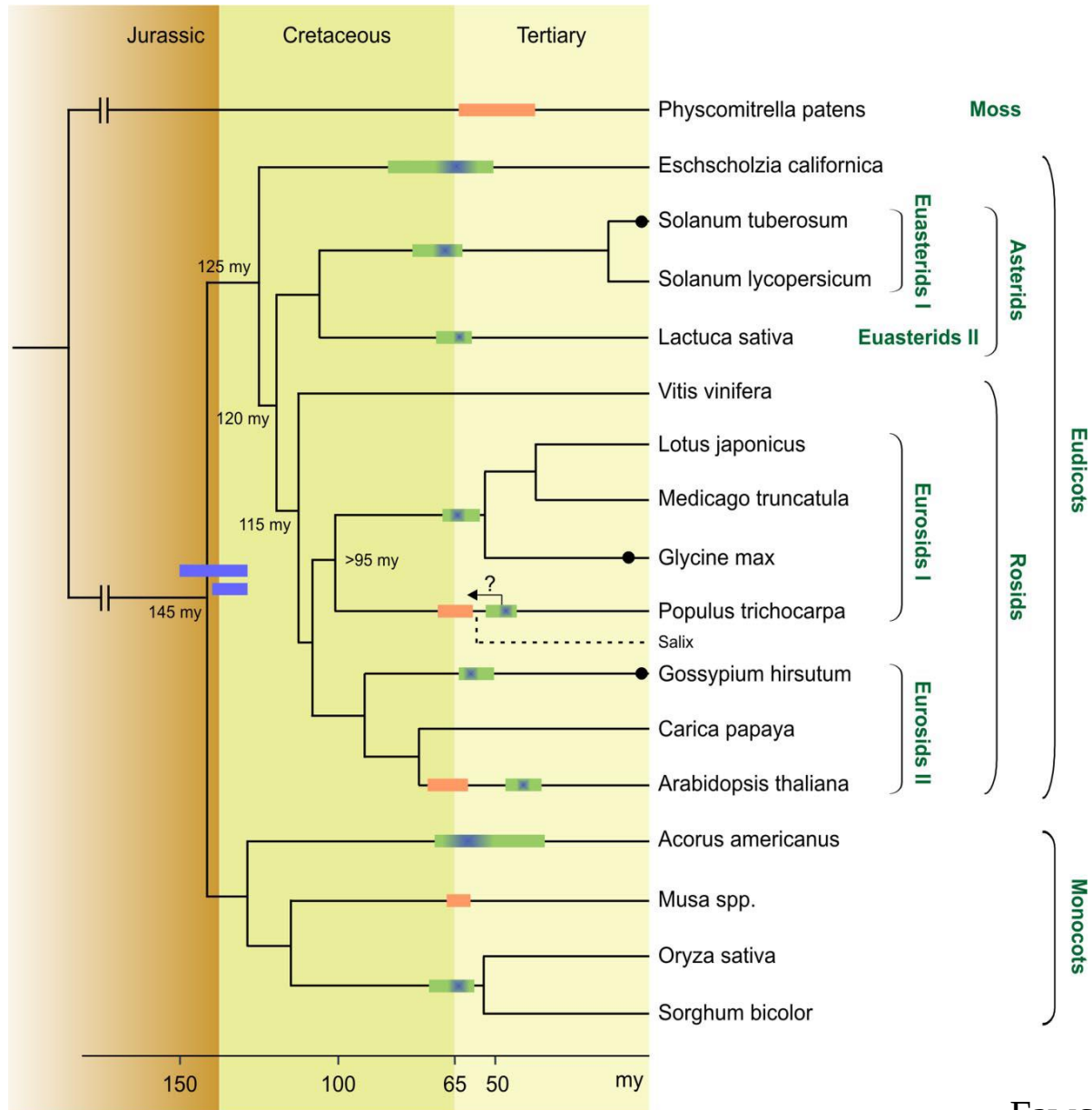


Zingeria biebersteiniana

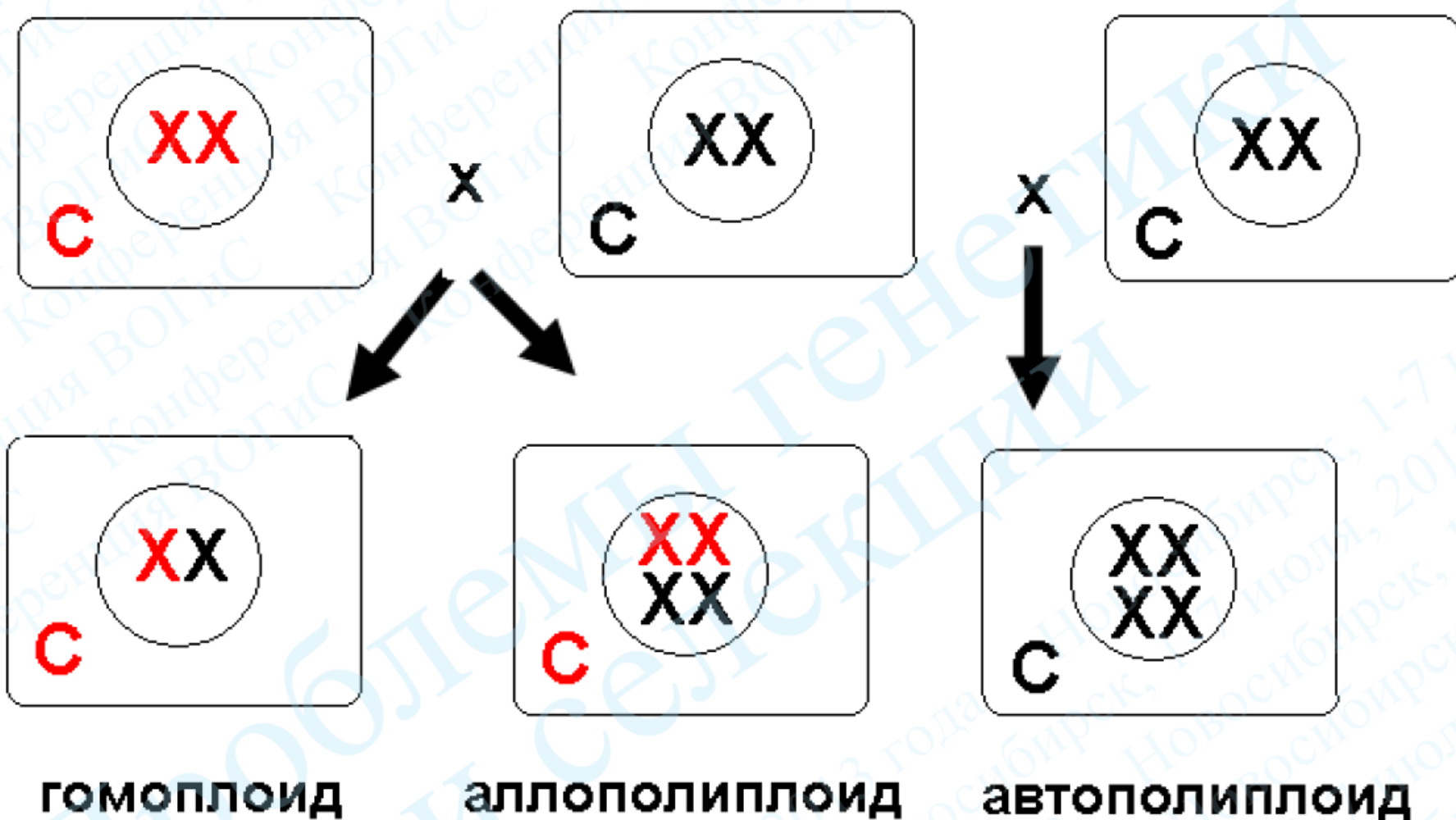
Акты дупликации генома в эволюции покрытосеменных



Роль полиплоидии в видообразовании у растений



А как образуются и чем
характеризуются различные
полиплоиды?



Методически важно различать два типа межвидовых гибридизаций:

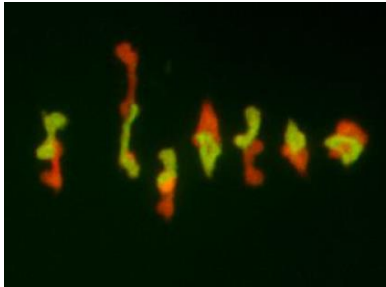
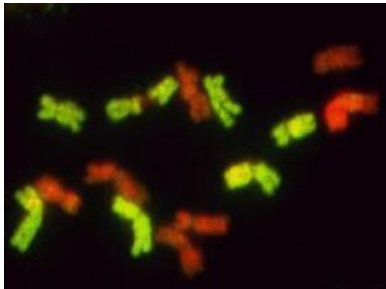
1) с сохранением числа хромосом в кариотипе, характерного для родительских видов (гомоплоидная гибридизация);

2) с кратным изменением числа хромосом у потомства от межвидовых скрещиваний (аллополиплоидия).



Гомоплоидный гибридогенный вид
Senecio squalidis ($2n=20$) – **Оксфордский крестовник**

Возник в результате гибридизации *S. aethnensis* ($2n=20$) и
S. chrysanthemifolius ($2n=20$)

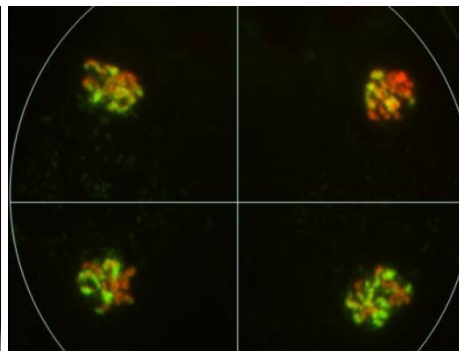
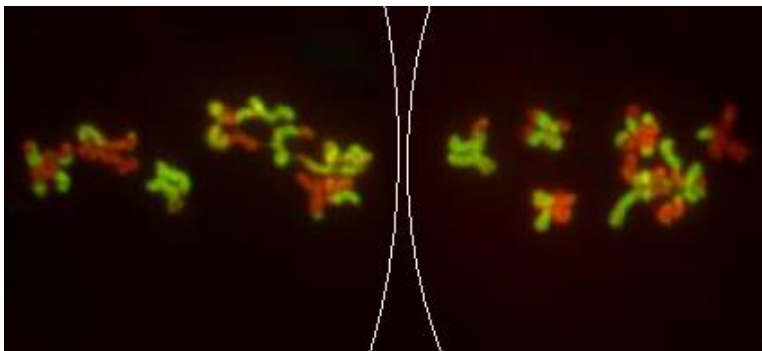


Lolium multiflorum ($2n=14$)
 Итальянская/однолетняя
 ржаная трава (зеленый)



X
Festuca pratensis ($2n=14$)
 Овсяница луговая (красный)

X



Нормальный мейоз при
 получении **ГОМОПЛОИДОВ**

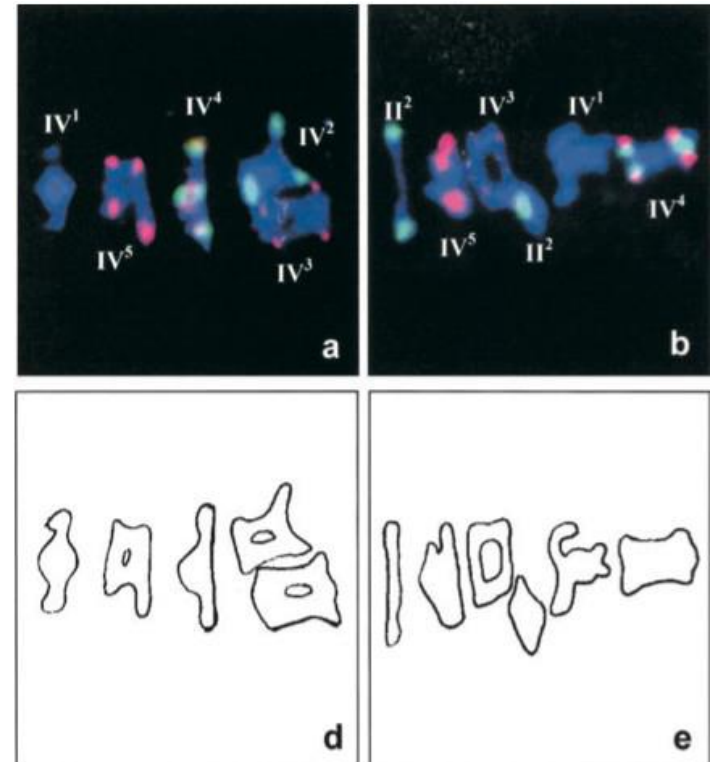


У **автополиплоидов** изменяется уровень экспрессии очень небольшой части генов, прежде всего генов, работа которых связана с увеличением размеров клеток.

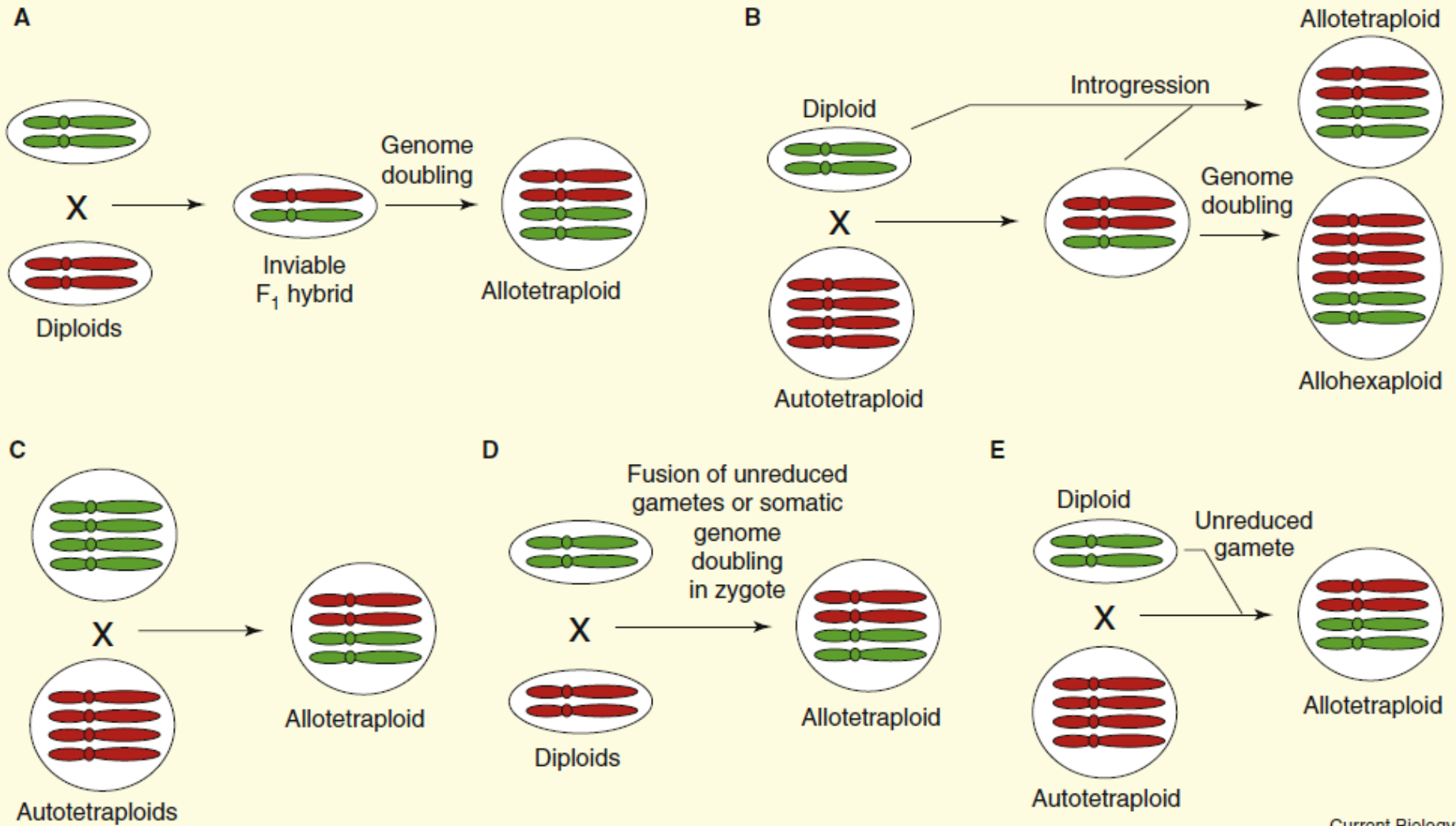
Сахарная свёкла (Beta vulgaris L.) $2n \rightarrow 4n$

В метафазе I мейоза у **тетраплоидных** растений *Arabidopsis thaliana* наблюдается образование **квадривалентов (IV)** **бивалентов (II)**

(Santos et al, 2003, Genetics).



Различные варианты образования аллополиплоидов



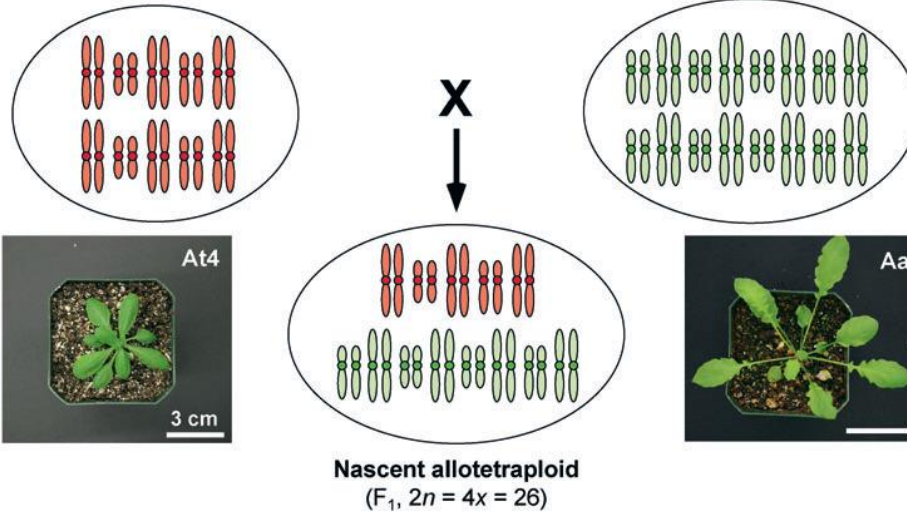
Current Biology

(Hegarty and Hiscock, 2008, Current Biology)

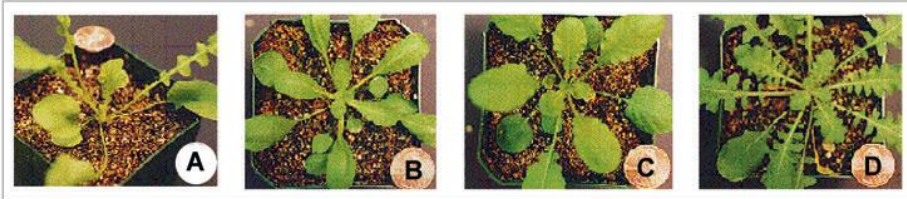
a

A. thaliana (At4, female parent)
autotetraploid (At4, $2n = 4x = 20$)

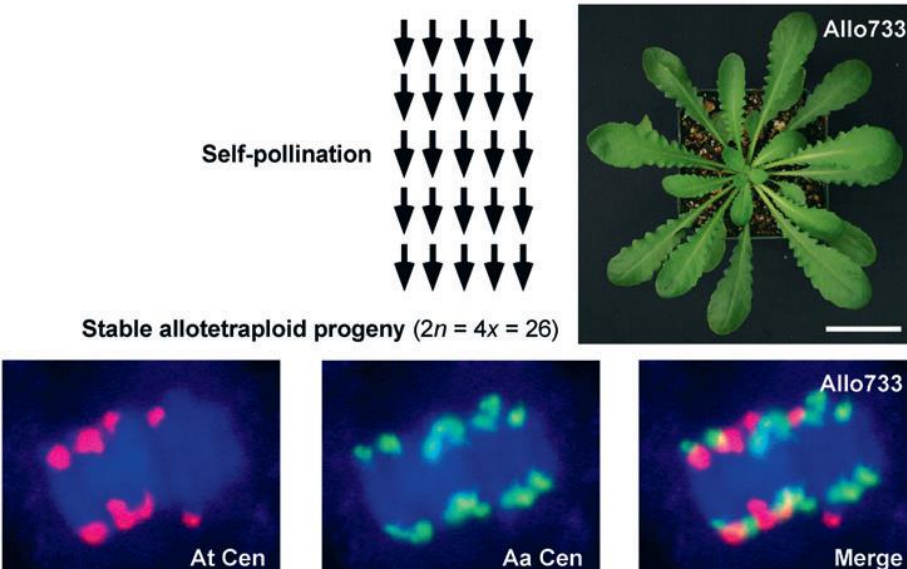
A. arenosa (Aa, male parent)
tetraploid (Aa, $2n = 4x = 32$)



b



c



Получение аллотетраплоида

Arabidopsis

У гибридов наблюдается
нормальный мейоз

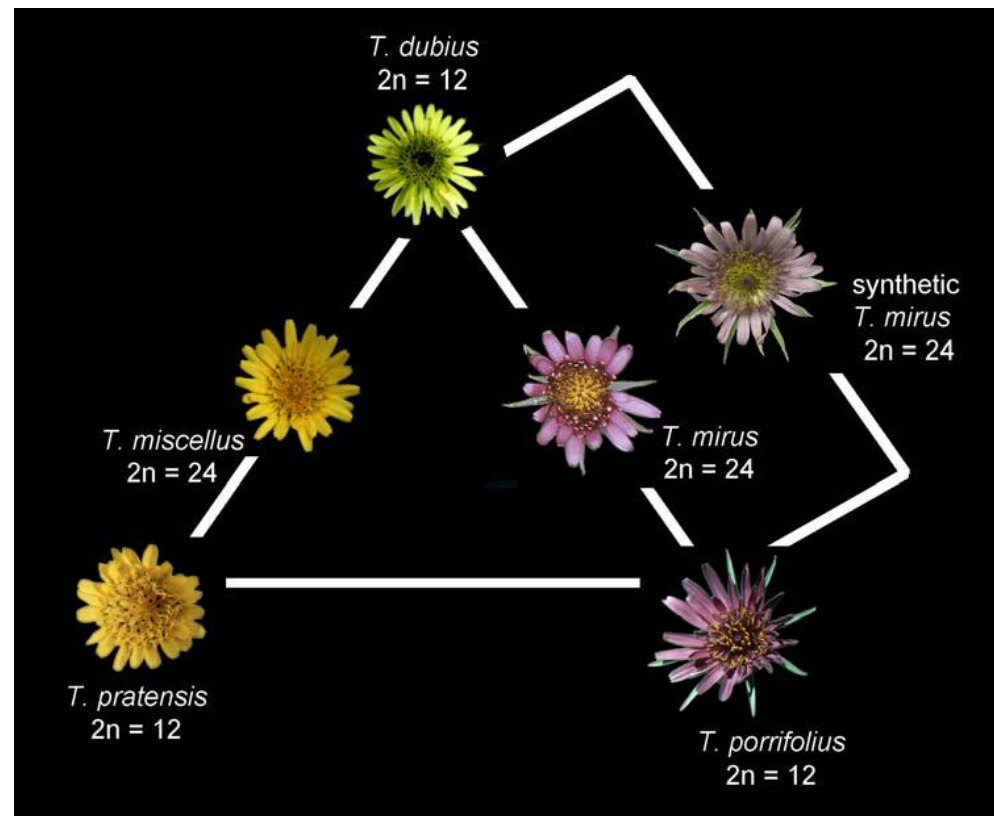
5 пар *A. thaliana* центромер

8 пар *A. arenosa* центромер

(Chen, 2007, Annu. Rev. Plant Biol.)

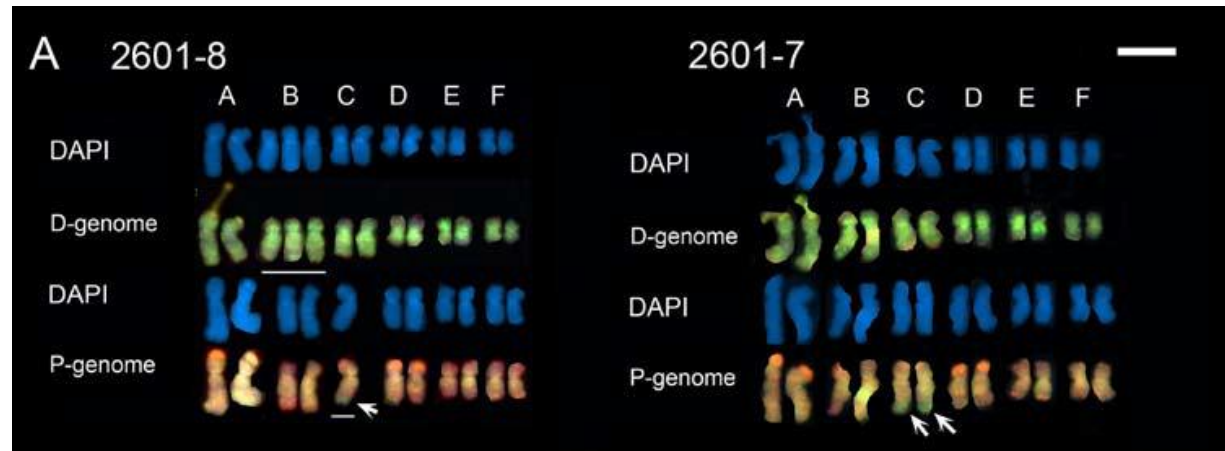
Получение аллотетраплоидов козлогородника ($2n=24$)

T. Miscellus и *T. mirus*



У гибридов наблюдается
реорганизация хромосом:

межгеномные транслокации
(стрелки),
моносомия и трисомия
(подчеркивание)



(Lim et al., 2008, PLoS ONE)

1. Полиплоидия

2. Реорганизация генома у аллополиплоидов

3. Мейоз амфигаплоидов

С какими проблемами сталкиваются аллополиплоиды ?



При взаимодействии **различных геномов** у аллополиплоидов
происходит:

На уровне ДНК (Генетическая диплоидизация)

- Элиминация низкокопийных последовательностей ДНК
- Элиминация или увеличение высококопийных последовательностей
- Элиминация рРНК и 5S РНК-генов
- Активация транспозонов и генная конверсия
- Метилирование и деметилирование ДНК, сайленсинг или активация генов
- Взаимодействие регуляторных сетей

(Jones & Hegarty, 2009, Cytogenet. Genome. Res.
Feldman & Levy, 2012, Genetics)

При взаимодействии **различных геномов** у аллополиплоидов
происходит:

На клеточном уровне (Цитологическая диплоидизация)

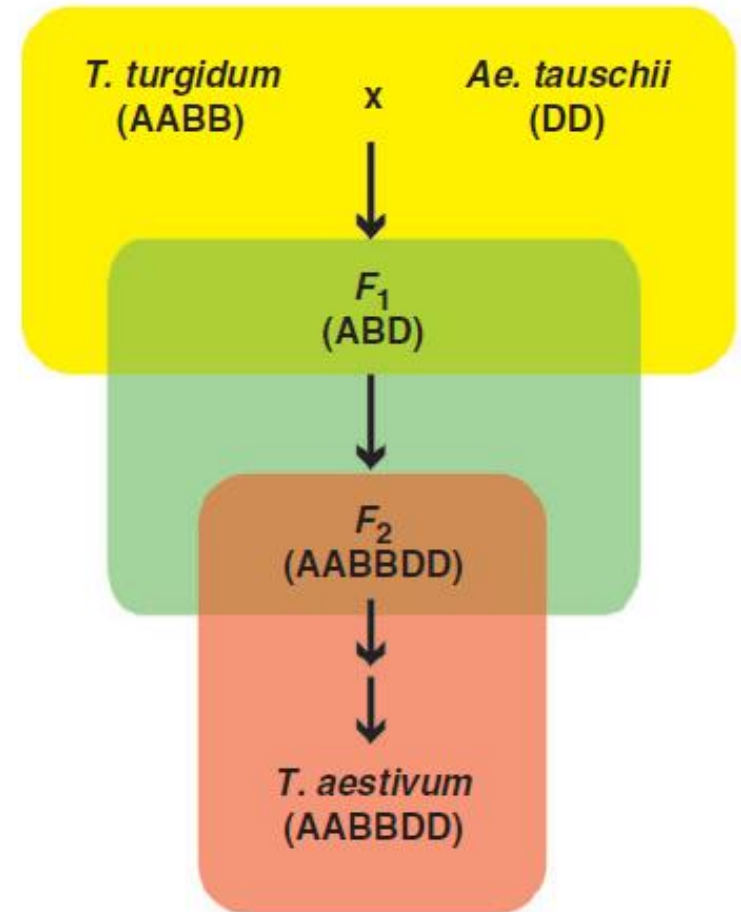
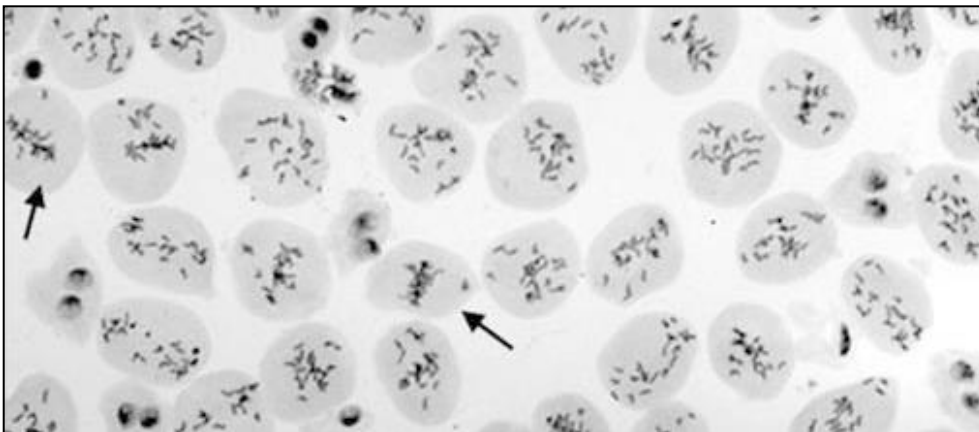
- Различия в размере хромосом
- Неспособность спариваться или образование множественных кластеров и ошибки в формировании хиазм
- Асинхронность конденсации хромосом, обусловленная различиями в продолжительности клеточного цикла и размерами хромосом
- Ошибки образования веретена деления (многополярные веретена)
- Хромосомные перестройки (транслокации, инверсии)
- Потеря гомеологов

(Jones & Hegarty, 2009, Cytogenet. Genome. Res.)

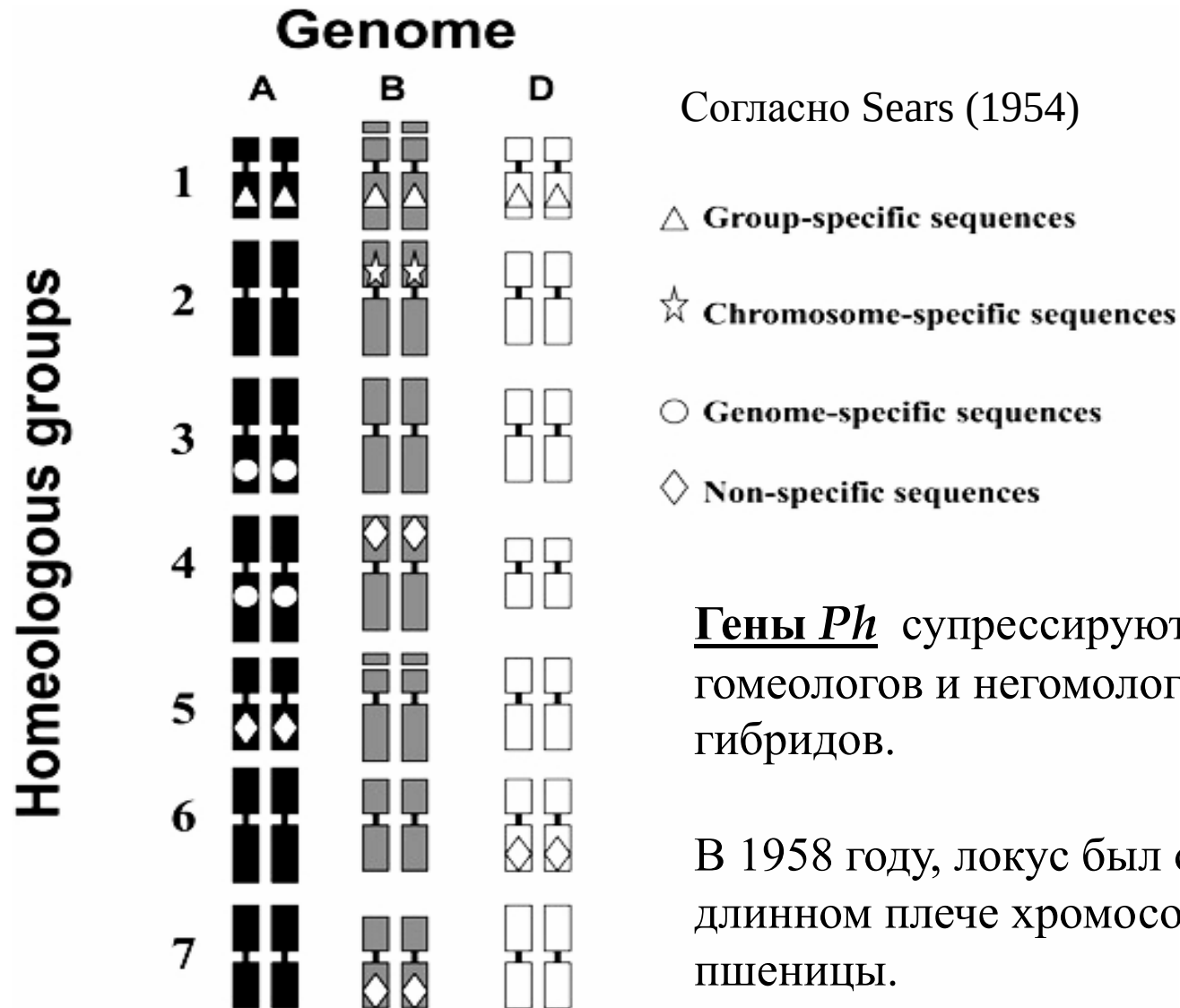


**Рассмотрим решение проблемы
спаривания на примере
мягкой пшеницы и ее гибридов**

Получение аллополиплоидов пшеницы ($2n = 3x = 42$)



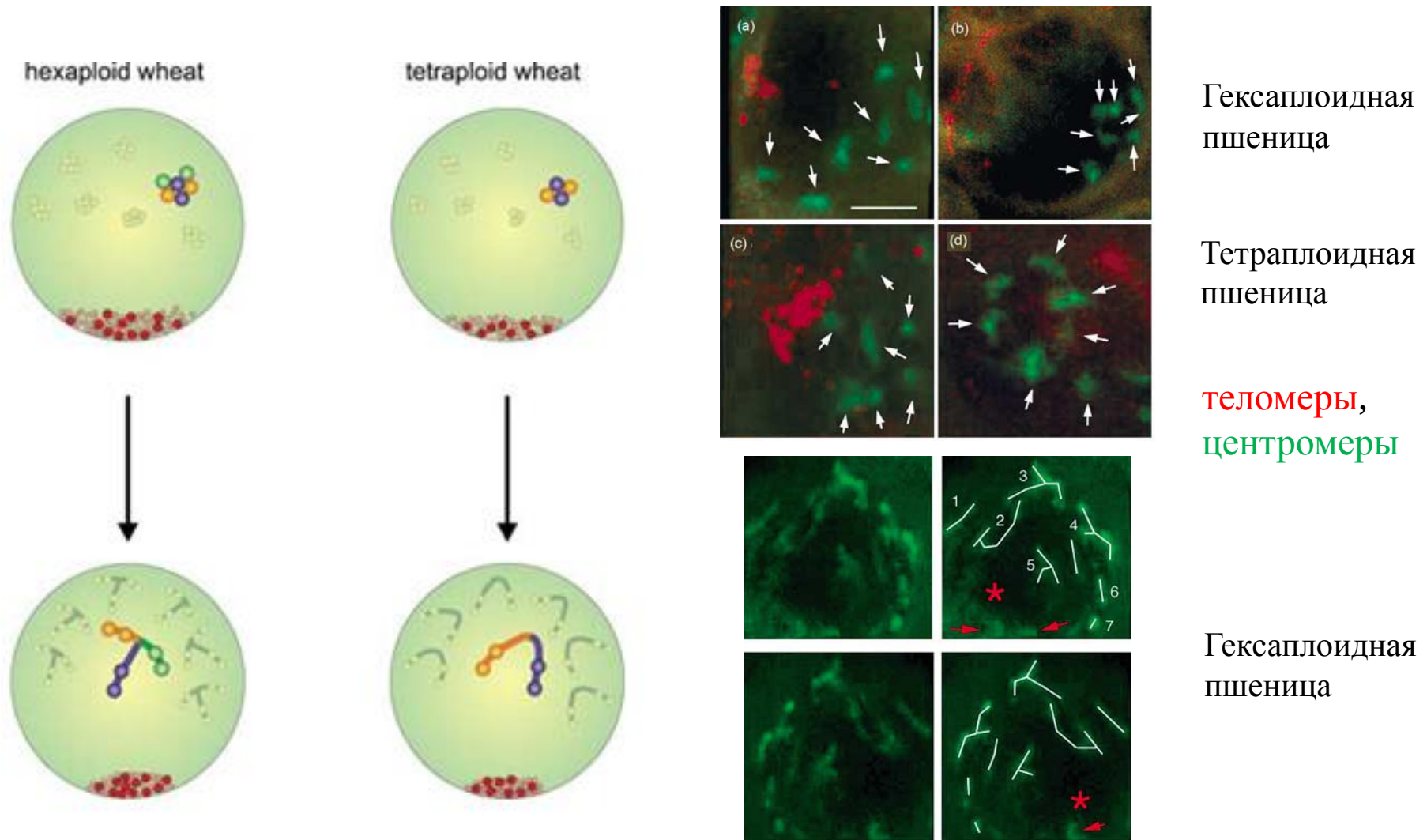
Мягкая пшеница – «диплоидный мейоз» у аллополиплоидных растений



Гены *Ph* супрессируют спаривание гомеологов и негомологов у пшеницы и ее гибридов.

В 1958 году, локус был обнаружен на длинном плече хромосомы 5В мягкой пшеницы.

В профазе мейоза у полиплоидов наблюдается образование кластеров центромер, позднее они разделяются посредством действия таких генов, как *Ph1*, сохраняя спаривание только центромер гомологичных хромосом.



(Martinez-Perez et al., 2003, The Plant Journal).

Аллополиплоиды сталкиваются

с необходимостью правильно разделять гомеологичные хромосомы

Поиск гомологов



Образование кластеров центромер

Образование негомологичных
кластеров центромер



Разделение негомологичных
центромерных ассоциаций
(локус *Ph1*)

Получение пшенично-ржаных гибридов

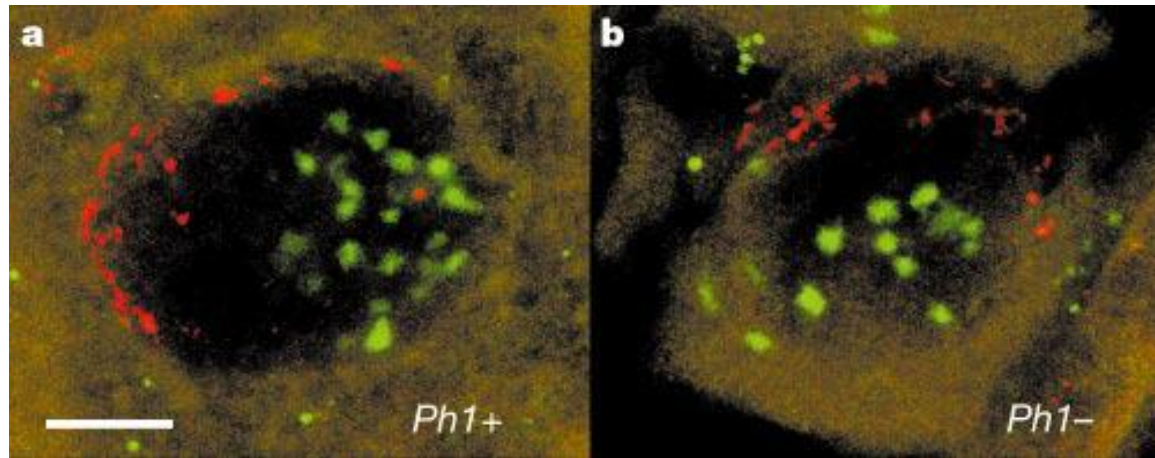
Rye (**RR**, $2n=14$) x Wheat (**AA****BB****DD**, $2n=42$)



Amphihaploids (**A****B****D****R**, $4x=28$)



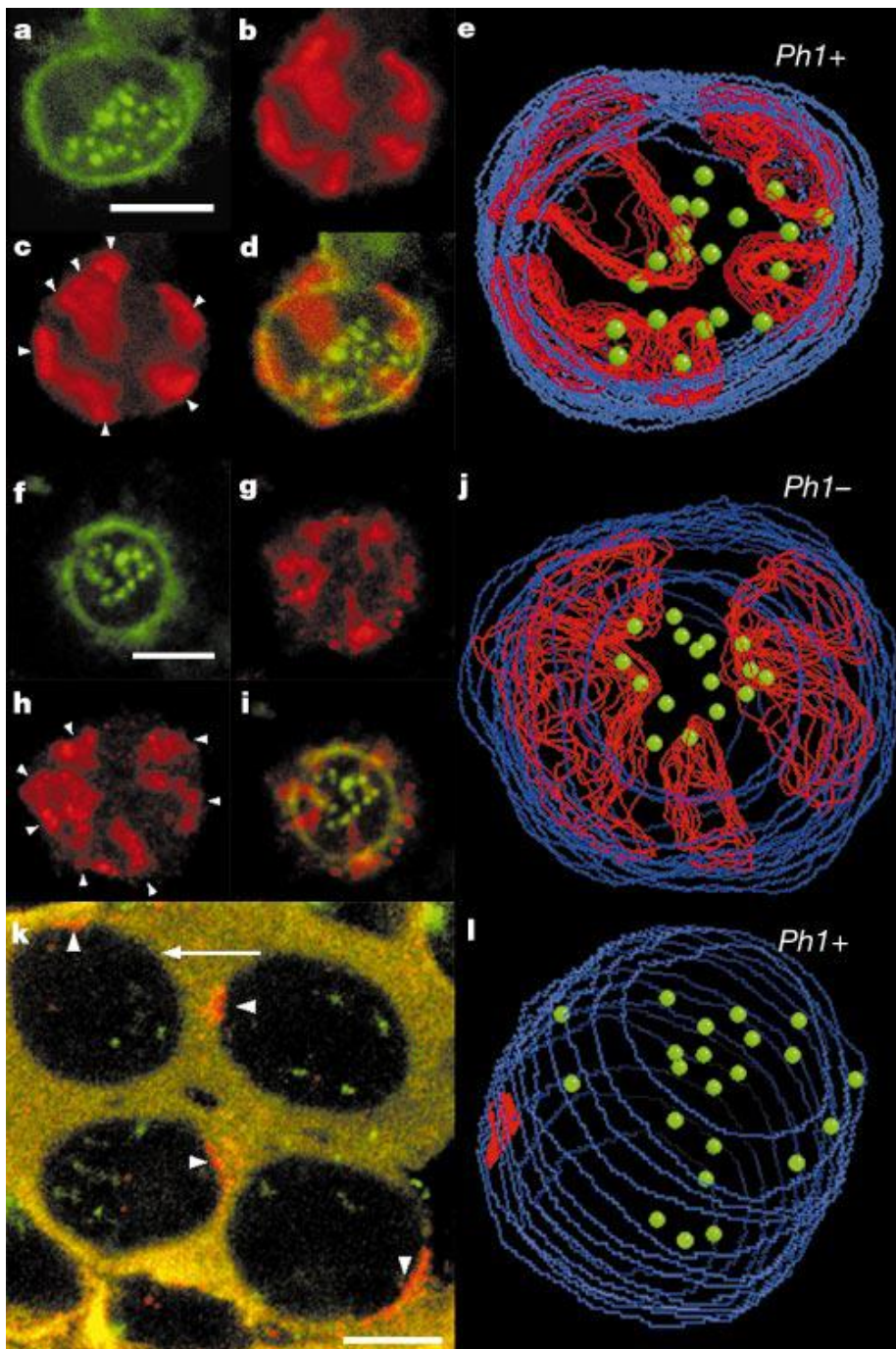
Ген *Ph1* контролирует специфичность (но не индукцию) образования центромерных кластеров (зеленые) в профазе соматических клеток пшенично-ржанных гибридов.



a) *Ph1*⁺ 20 центромерных сигналов.

b) *Ph1*⁻ 14 центромерных сигналов.

красным помечены теломеры



Ген *Ph1* контролирует
 специфичность (но не индукцию)
 образования центромерных
 кластеров (зеленые) в профазе
 мейоцитов пшенично-ржаных
 гибридов.

1. Полиплоидия

2. Реорганизация генома у аллополиплоидов

3. Мейоз амфигаплоидов

SHORT REVIEW

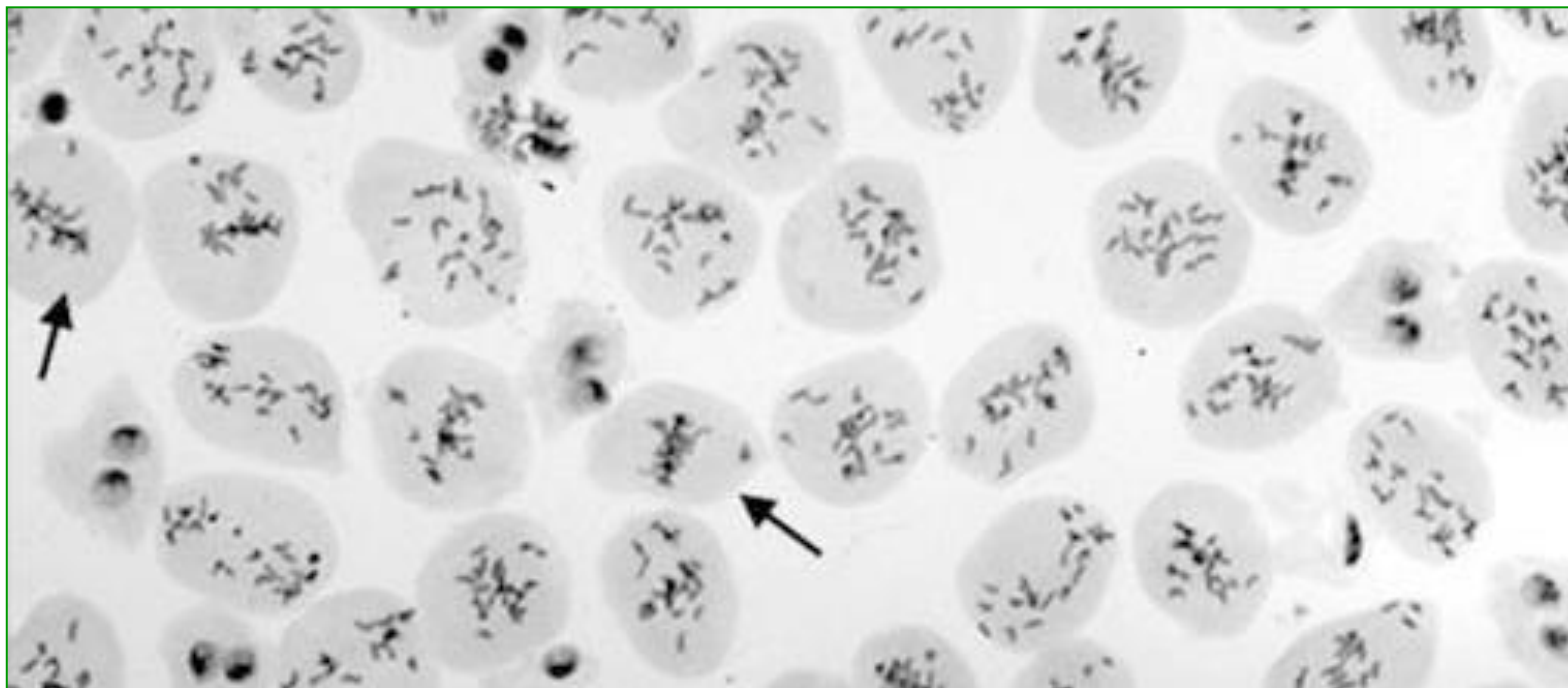
The pachytene checkpoint and its relationship to evolutionary patterns of polyploidization and hybrid sterility

У растений, в отличие от животных, отсутствует пахитенный чекпоинт

XC Li^{1,3}, BC Barringer^{2,3,4} and DA Barbash¹

¹Department of Molecular Biology and Genetics, Cornell University, Ithaca, NY, USA and ²Department of Ecology and Evolutionary Biology, Cornell University, Ithaca, NY, USA

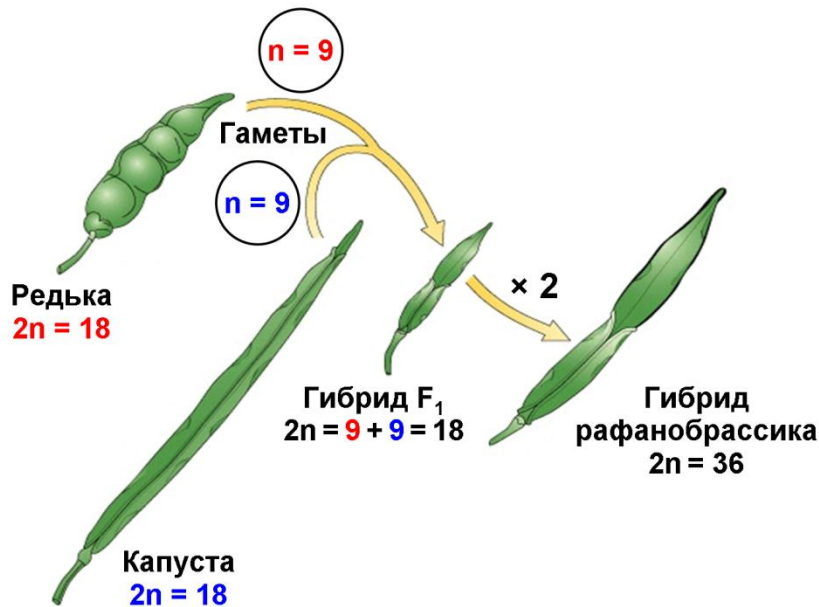
Мейоз у F1 *T. turgidum* (AABB) x *Ae. tauschii* (DD)



**Как преодолеть стерильность и получить
частично фертильные растения?**



Мейотическая реституция – восстановление соматического числа хромосом при блокировании одного из делений в мейозе



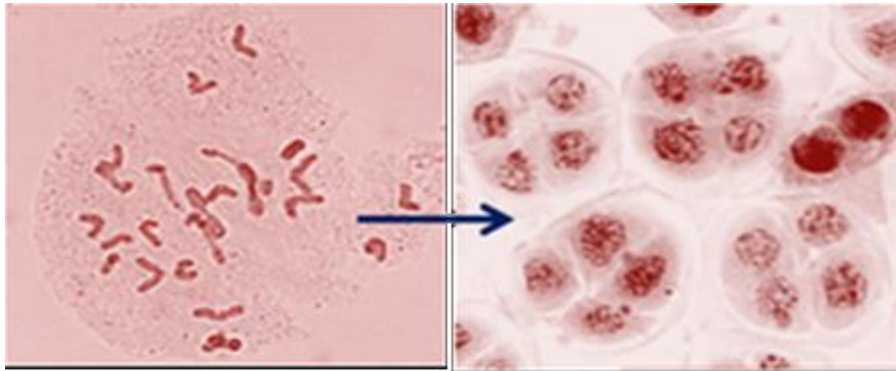
Одним из первых данное явление наблюдал **Карпеченко** с товарищами при получении гибрида капусты и редьки

(Г.Д. Карпеченко, Избранные труды / АН Лутков, ДВ Лебедев.- М.: Наука, 1971. -304 с.)

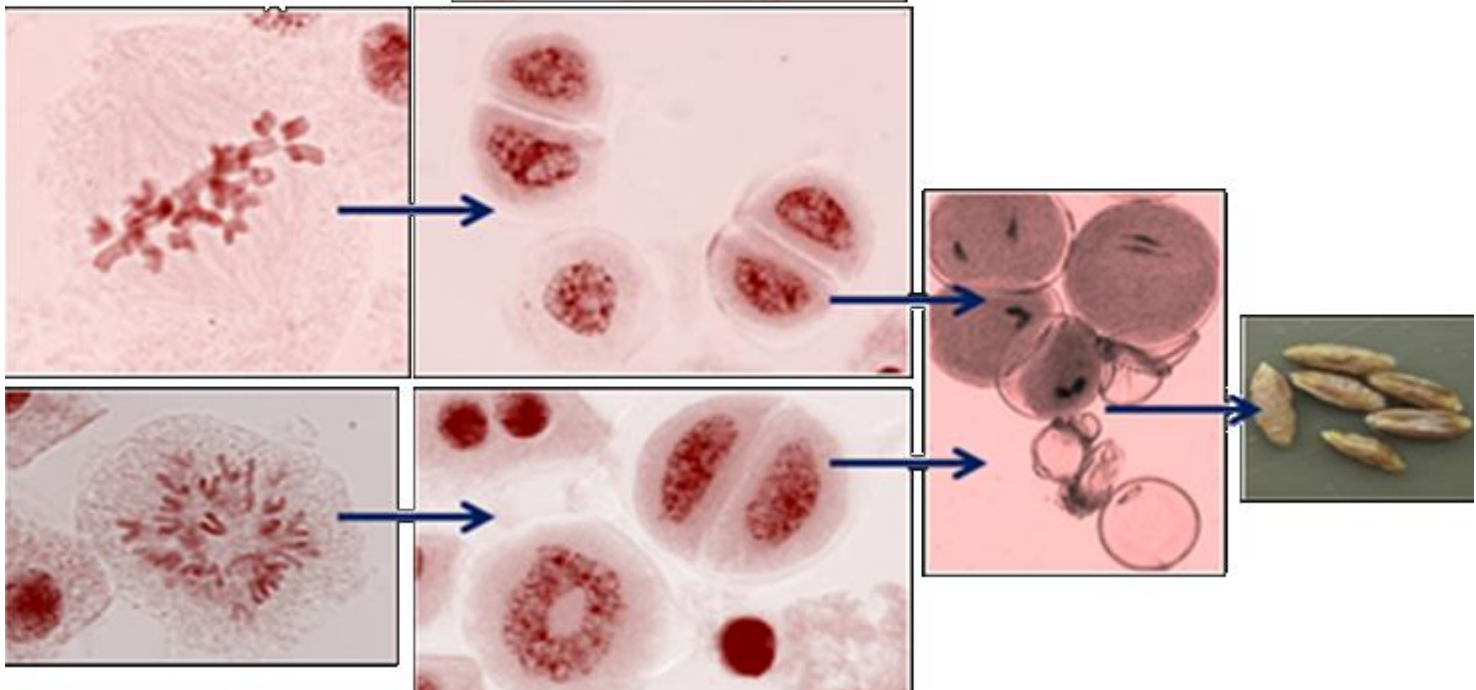
- **Мутации веретена деления у диплоидных видов** (ранние работы на картофеле, н.р. Ramanna, 1974, Euphytica; работы на Arabidopsis - De Storme, Geelen, 2011, Plant Physiology)
- **Предмейотическое увеличение числа хромосом $2n \rightarrow 4n$** (работы на томате, н.р. De Storme, Geelen, 2013, Journal of Experimental Botany)

Жизнеспособные гаметы формируются при однократном делении мейоза

Meiotic-like



Mitotic-like



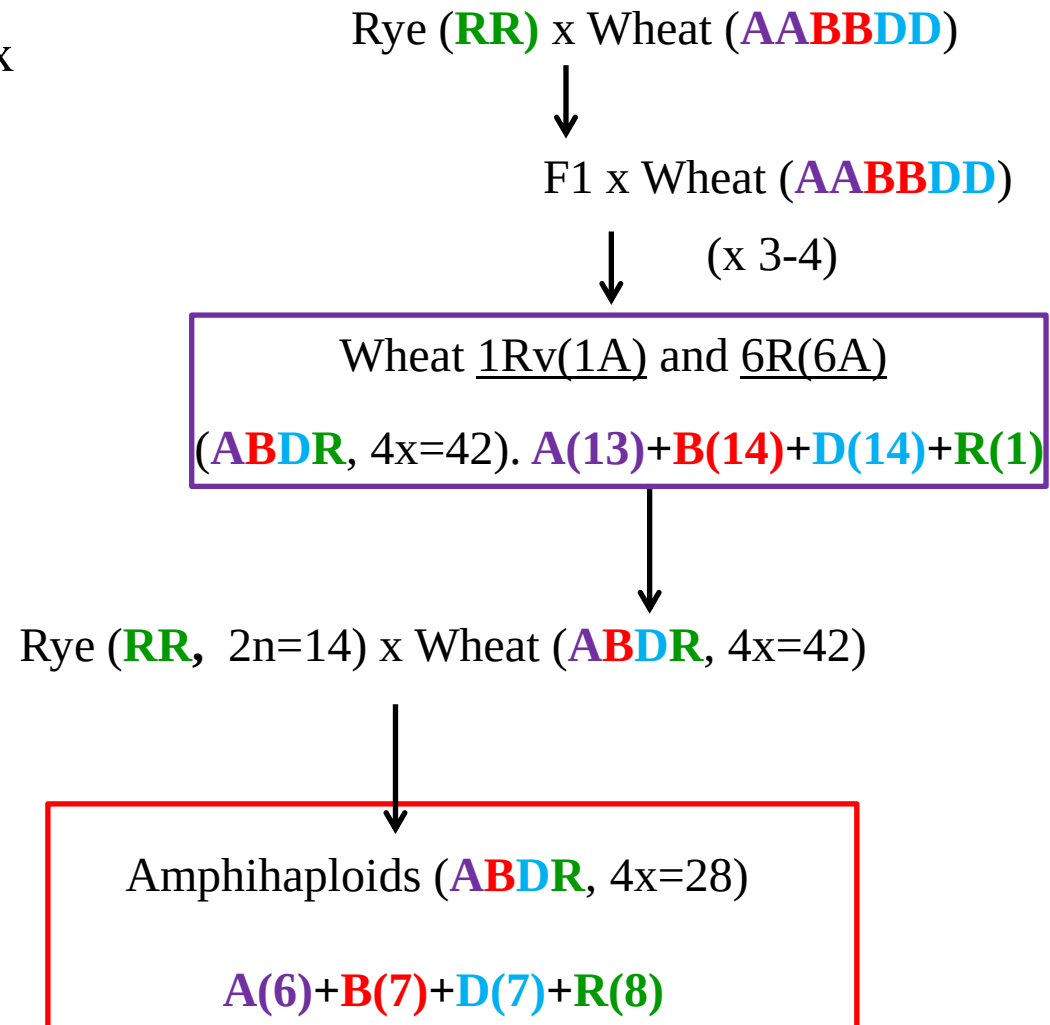
Силкова и др, не опубликовано

Каков механизм реализации реституции амфигаплоидов?

Получение пшенично-ржаных
амфигаплоидов с различной
степенью фертильности



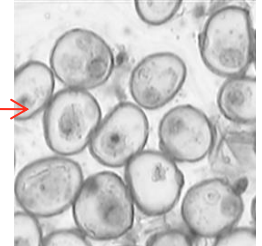
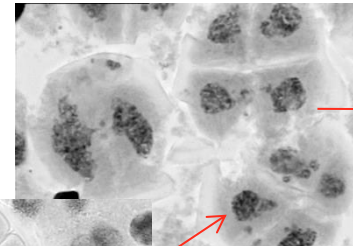
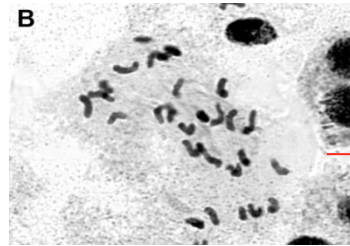
6R(6A)xR



Типы деления хромосом у пшенично-ржаных амфигаплоидов ABDR (4x=28)

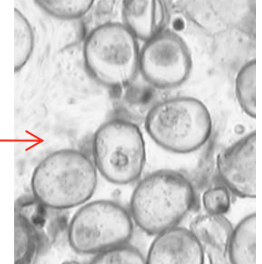
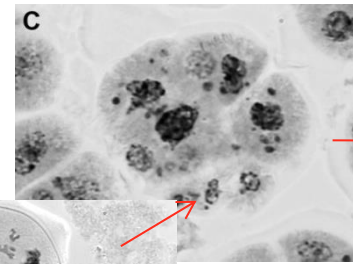
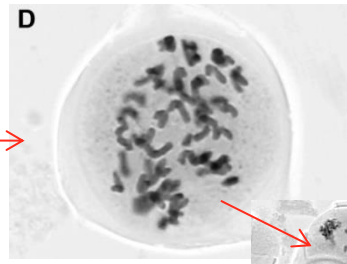
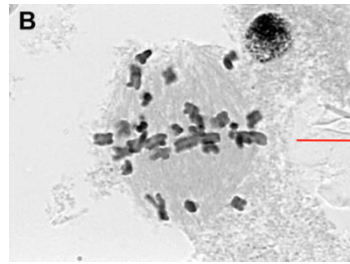
meiotic-like

редукционный



$2R(2D)_1 \times R \quad 2R(2D)_2 \times R$

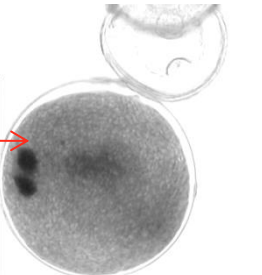
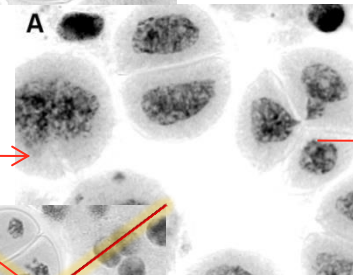
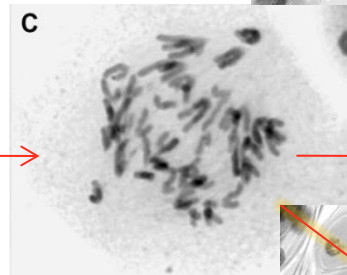
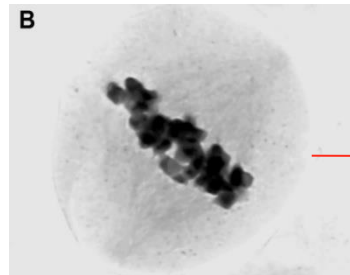
редукционный
+ эквационный



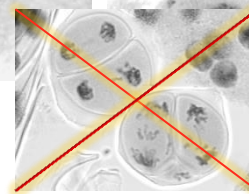
$1R(1A) \times R \quad 2R(2D)_3 \times R \quad 5R(5A) \times R$

mitotic-like

эквационный

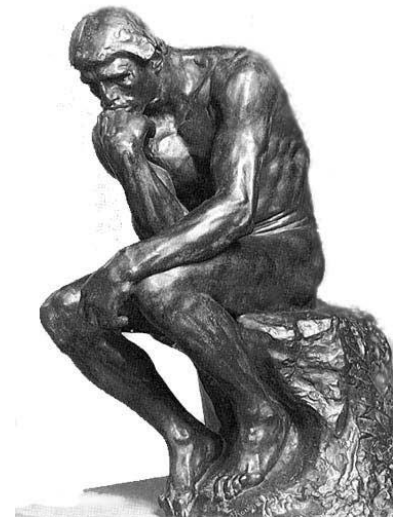
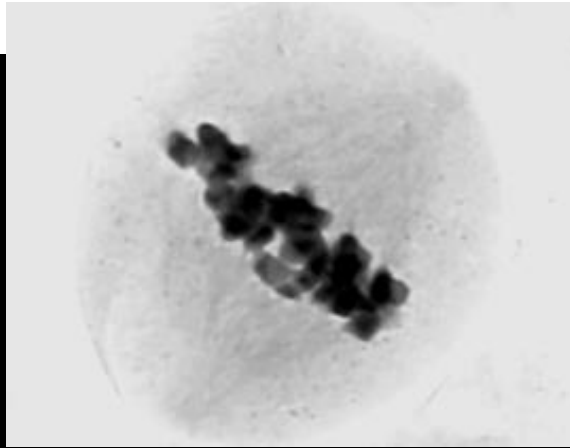
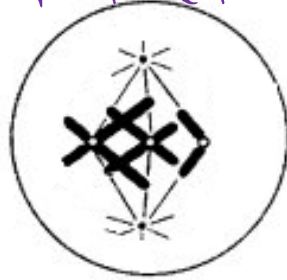
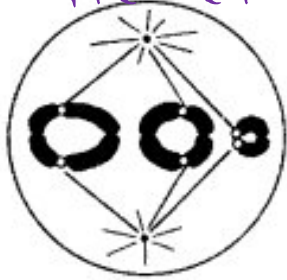


$1Rv(1A) \times R \quad 5R(5D) \times R \quad 6R(6A) \times R$



(Silkova et al., 2011, Euphytica)

Mitotic vs Meiotic?



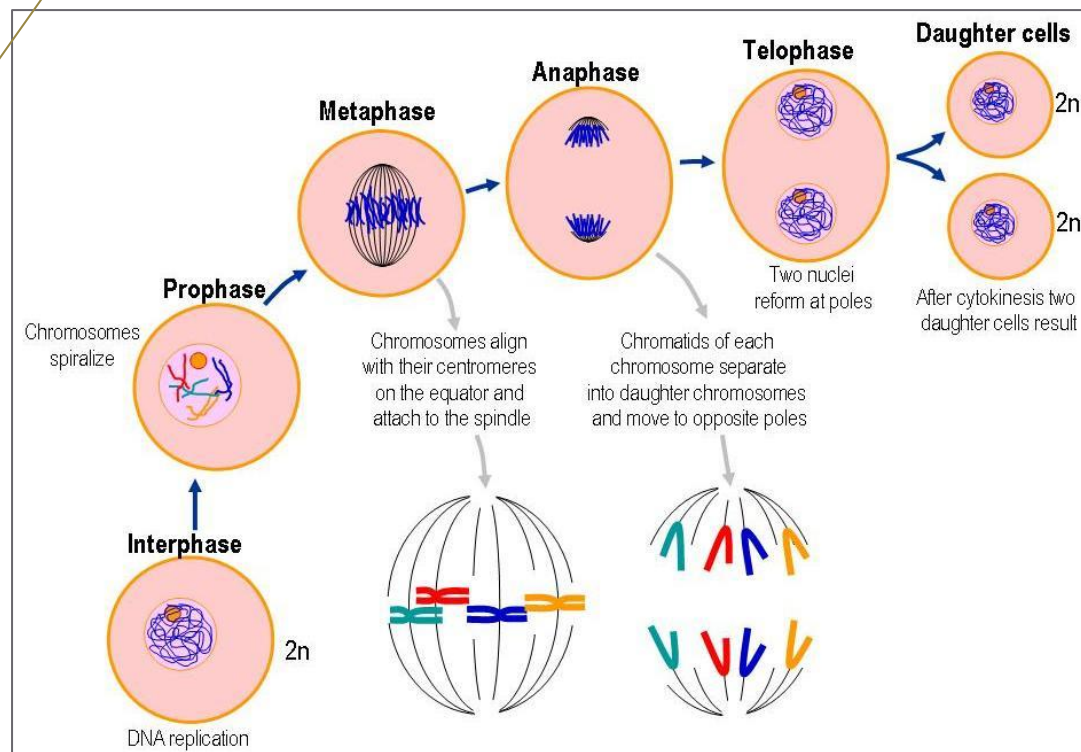
Митоз и Мейоз в норме



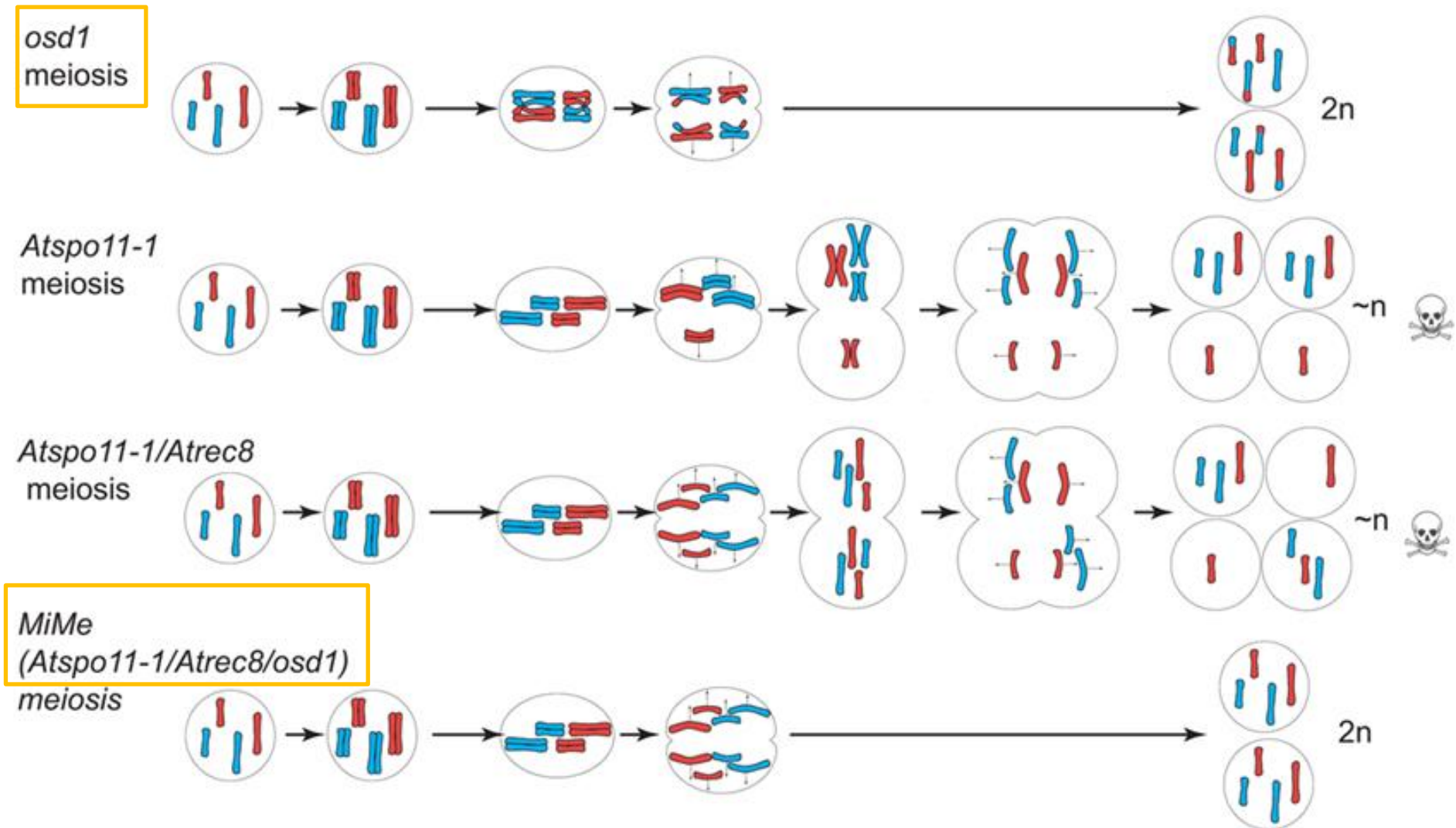
1 — leptotene; 2 — zygotene; 3 — pachitene;
 4 — diplotene; 5 — diakinesis; 6 — metaphase I;
 7 — anaphase I; 8 — telophase I; 9 — interkinesis;
 10 — metaphase II; 11 — anaphase II; 12 — telophase II.

Первое деление – редукционное

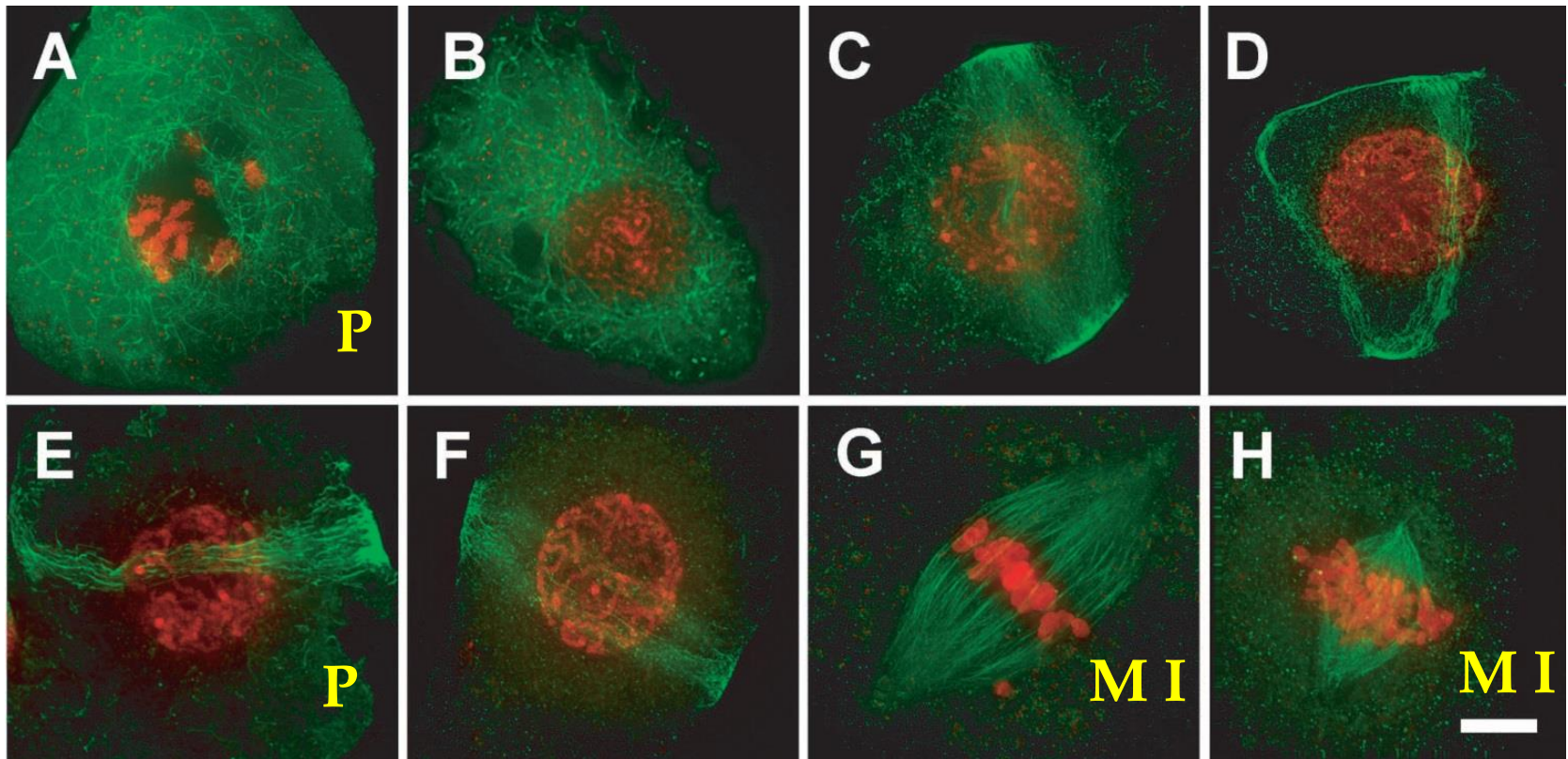
Второе деление - эквационное



В результате всего одной или сочетания нескольких мутаций у растений могут появляться нередуцированные гаметы



В мейоцитах с мутацией гена *am1* (контролирующего переход от митоза к мейозу) наблюдается формирование препрофазного кольца и митоз-подобного веретена деления, а также разделение хромосом на хроматиды



(A), (G) - wild-type

(E), (H) - *am1-489* meiocytes.

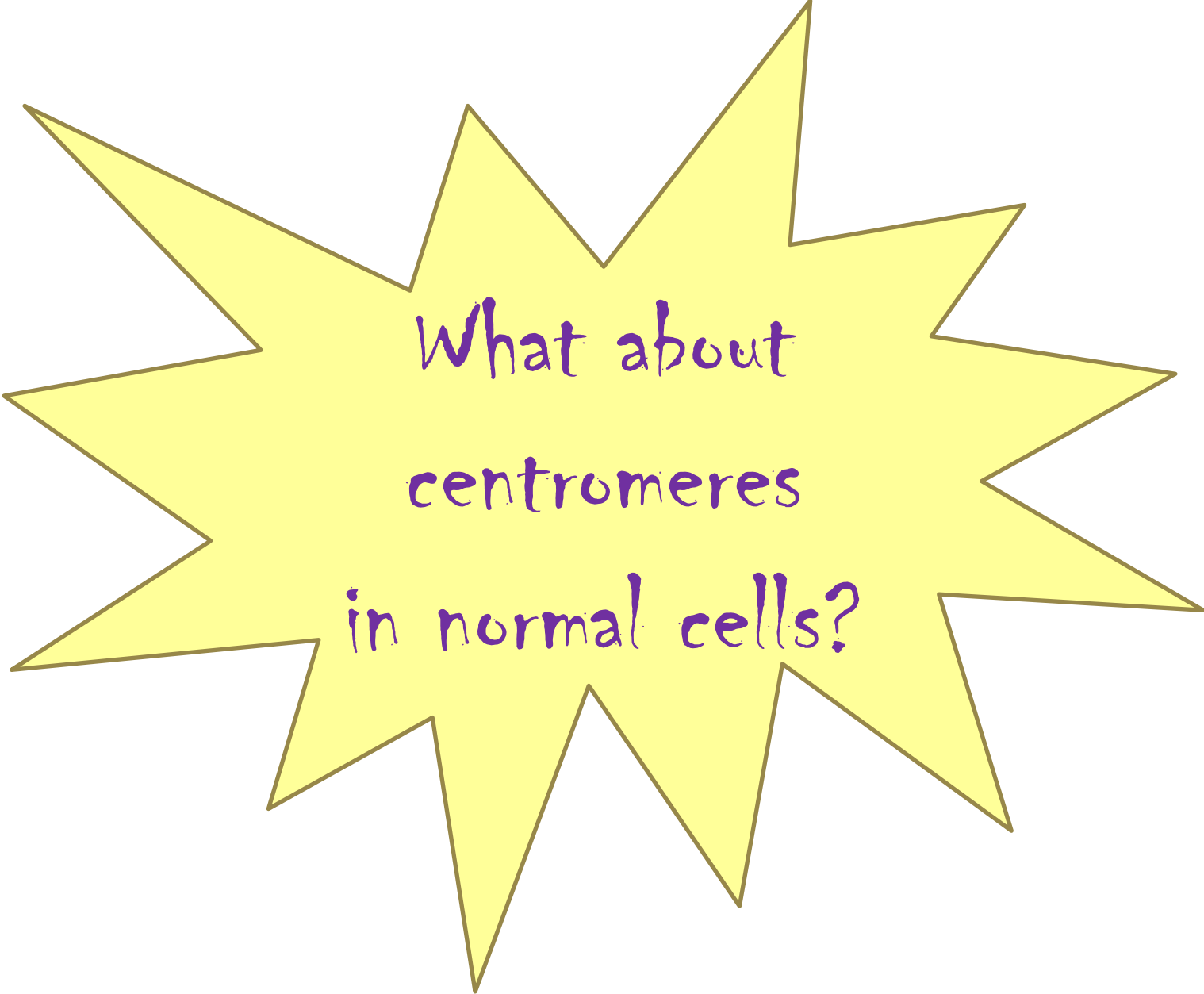
Red: chromatin;

green: tubulin. (Scale bar, 10 m.)

(Pawlowski et al., 2009, PNAS)

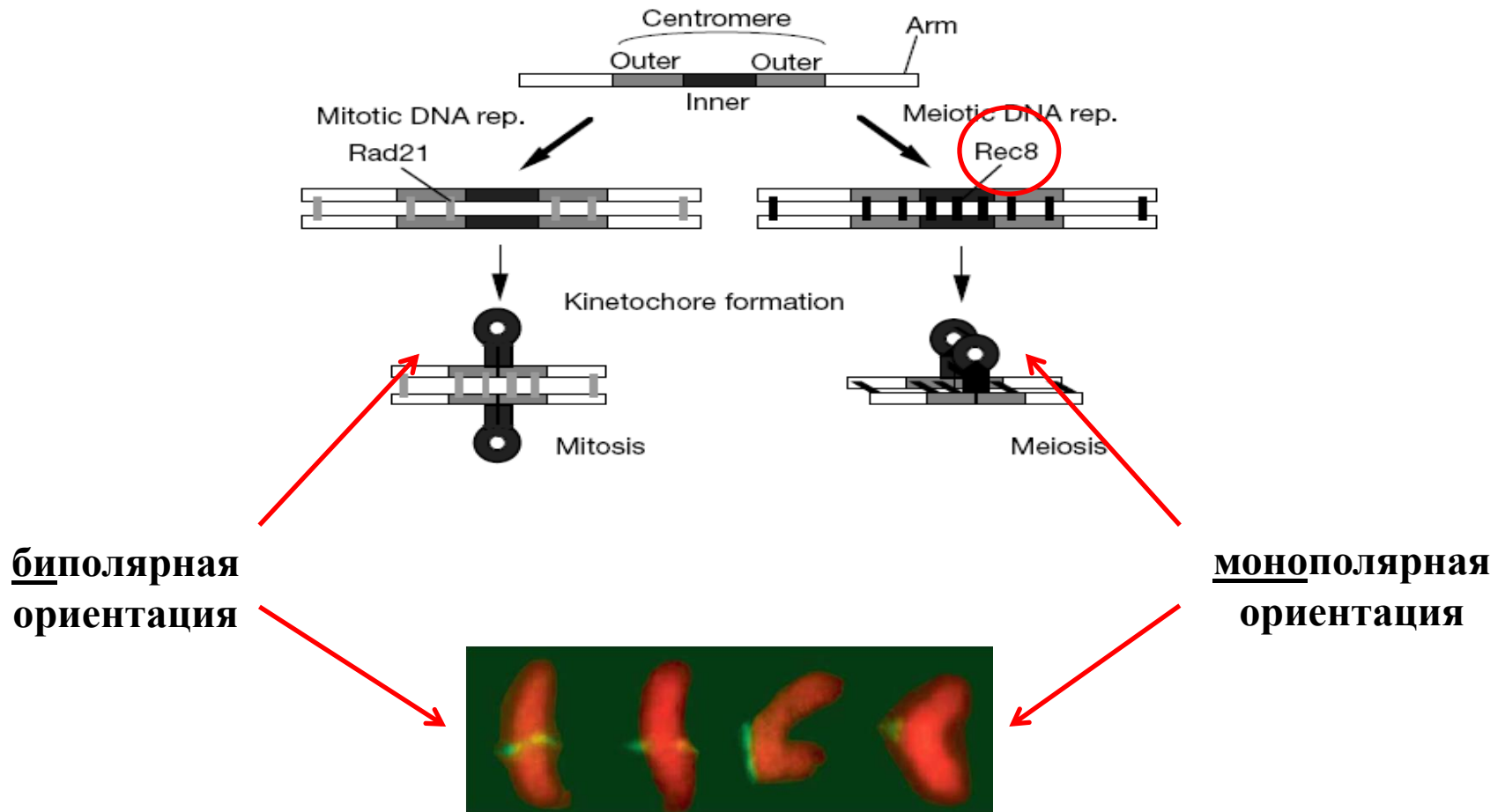


**Каков механизм реализации реституции
амфигаплоидов?**



What about
centromeres
in normal cells?

Роль центромеры в организации кинетохор митотического и первого мейотического деления



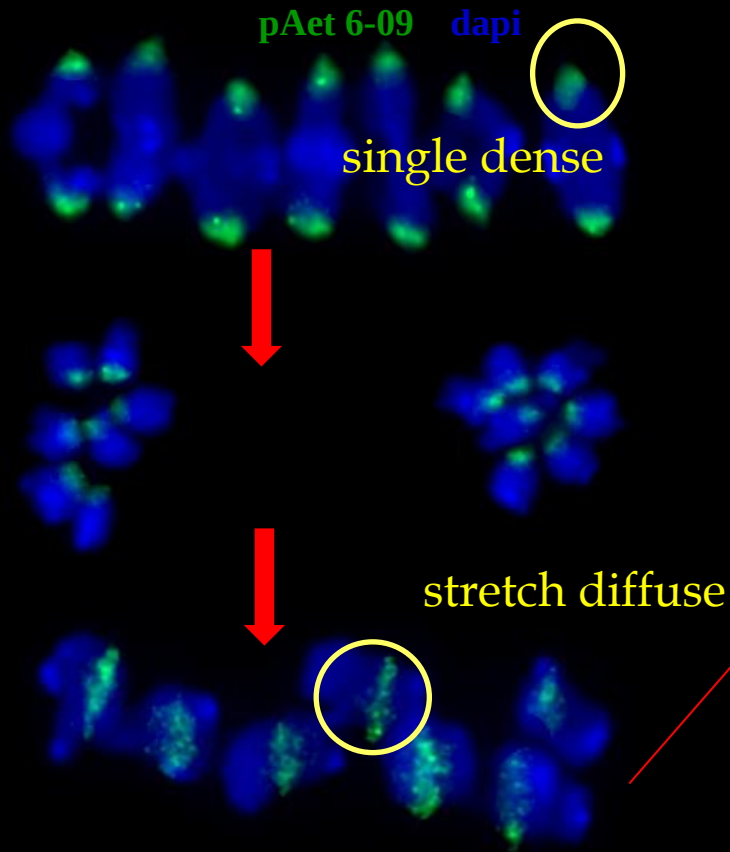
(Watanabe et. Al., 2001, Nature
Lukaszewcki, 2010, Cytogenet.Genome.Res.)

Митоз норма

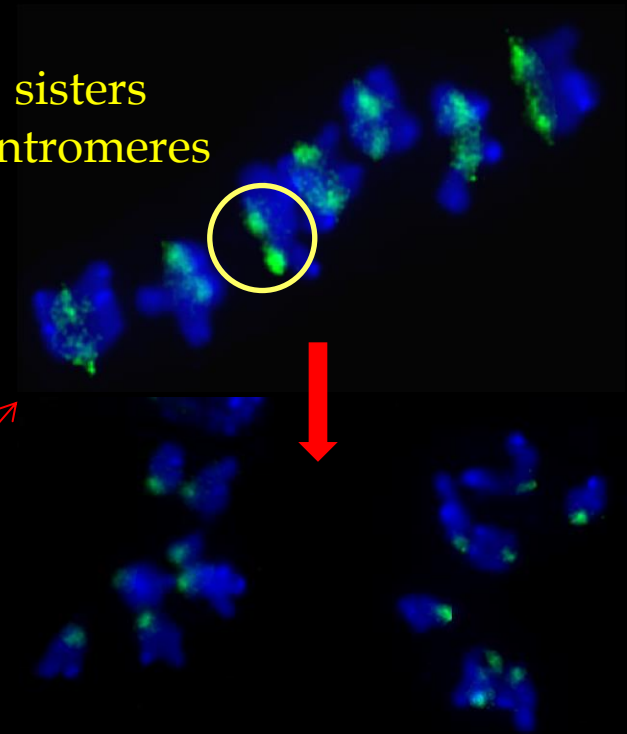
пшеница

рожь

Мейоз ржи: центромеры с плотными точечными (single dense) (MI) и растянутыми диффузными (stretch diffuse) (MII) сайтами гибридизации



sisters centromeres



pAet 6-09 dapi

Структура центромерного района различается у монополярно и биполярно ориентированных хромосом в мейоцитах пшенично-ржаных гибридов

Meiotic-like (деление подобное мейозу)

М I

М I

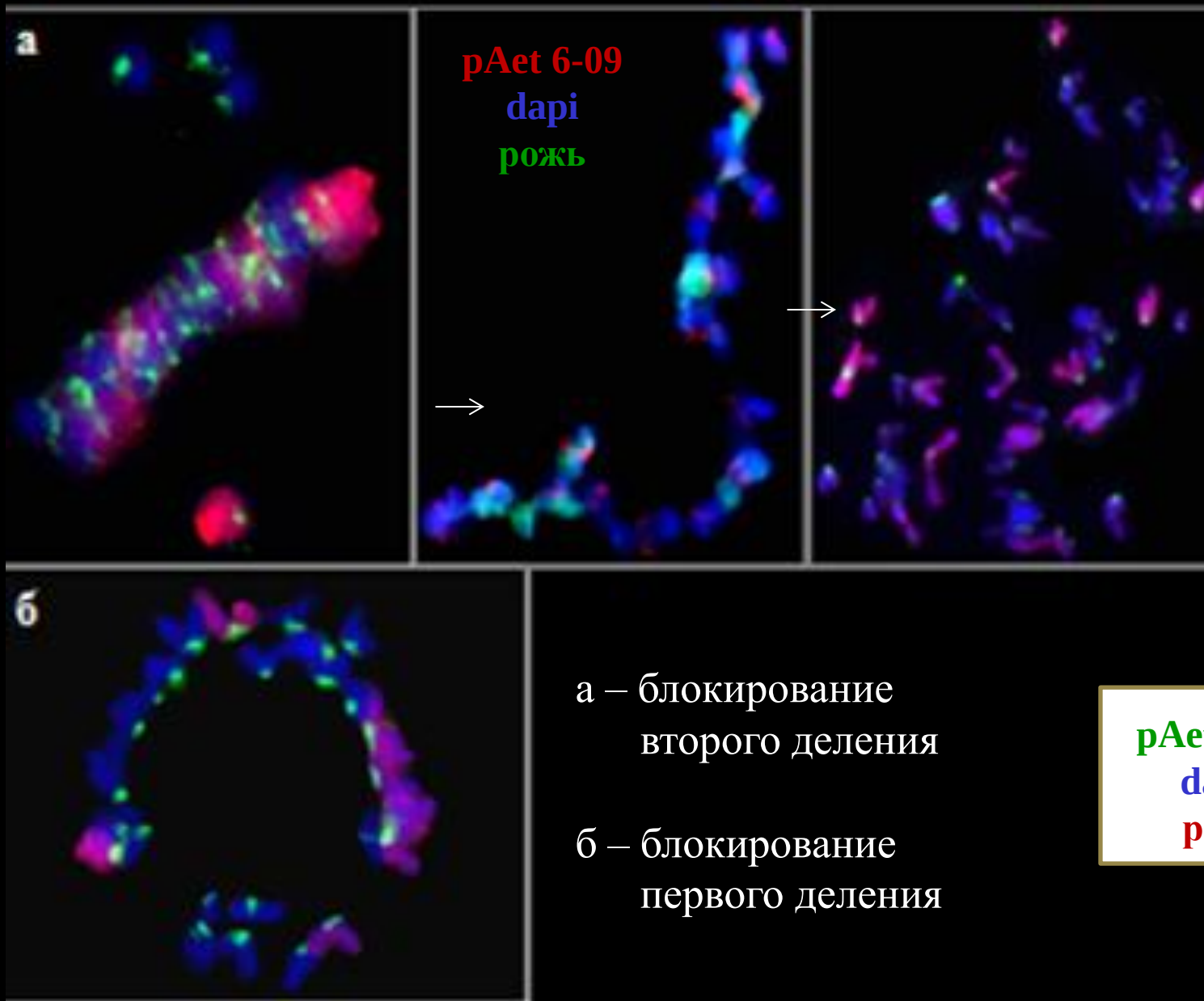
М I

Mitotik-like
(деление подобное
митозу)

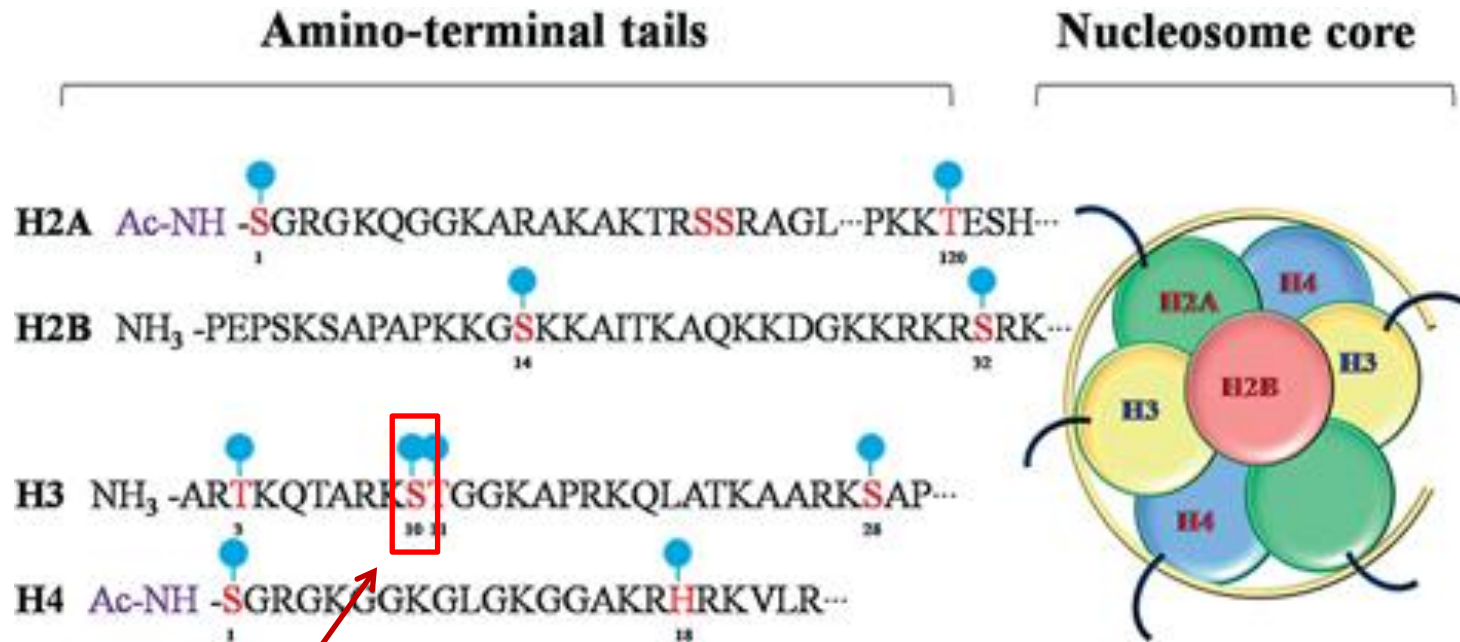
рAet 6-09 dapi
рожь ДНК-проба

рAet 6-09 dapi
рожь ДНК-проба

Мейоз у частично-фертильных амфигаплоидов (Mitotic-like)

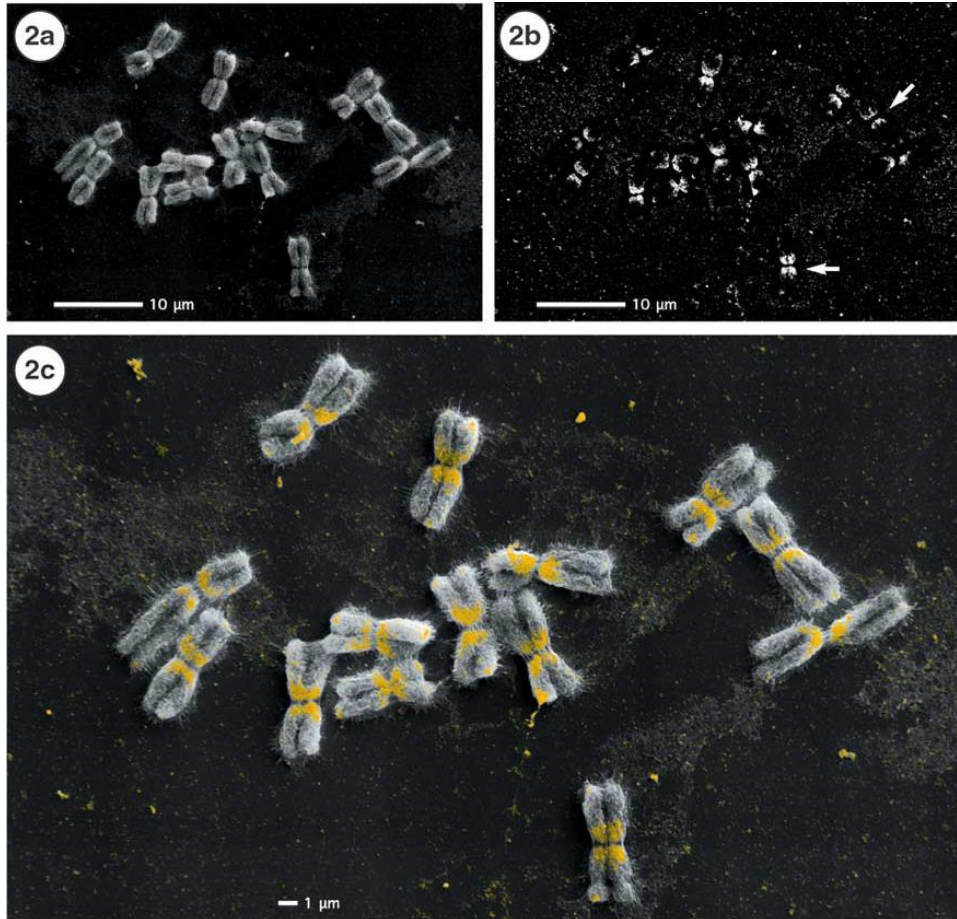


Модификации хроматина у растений



Фосфорилирование
гистона H3 по серину
в 10 положении

В митозе фосфорилирование гистона H3 по серину в 10 положении наблюдается только в прицентромерной области



**Метафазные пластинки
ячменя**

Immunogold labeling

**Сканирующий электронный
микроскоп**

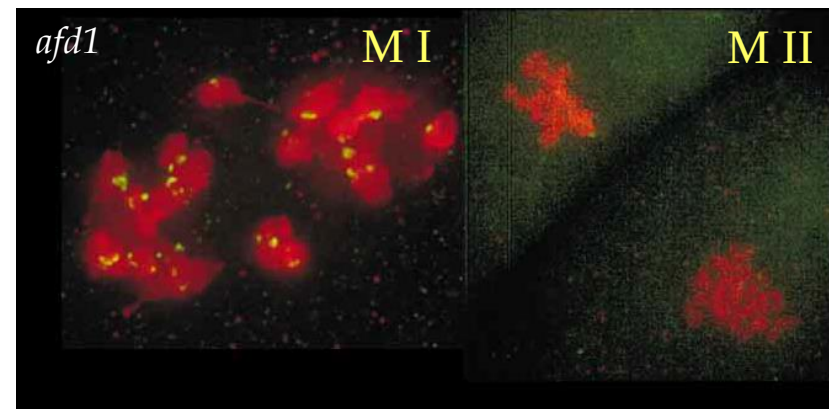
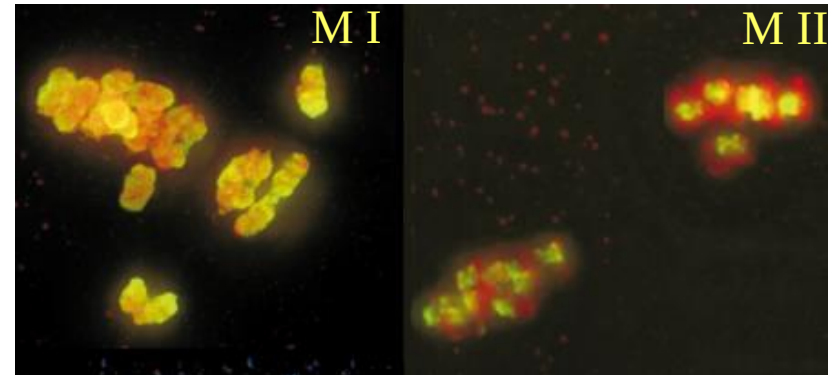
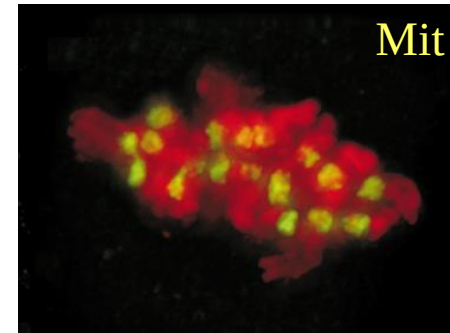
Различный паттерн посттрансляционной модификации гистона H3 (фосфорилирование Ser10)

У мутантов *afd1* (*absence of first division 1*)
первое деление мейоза - эквационное,
вследствие отсутствия когезии сестринских
хроматид

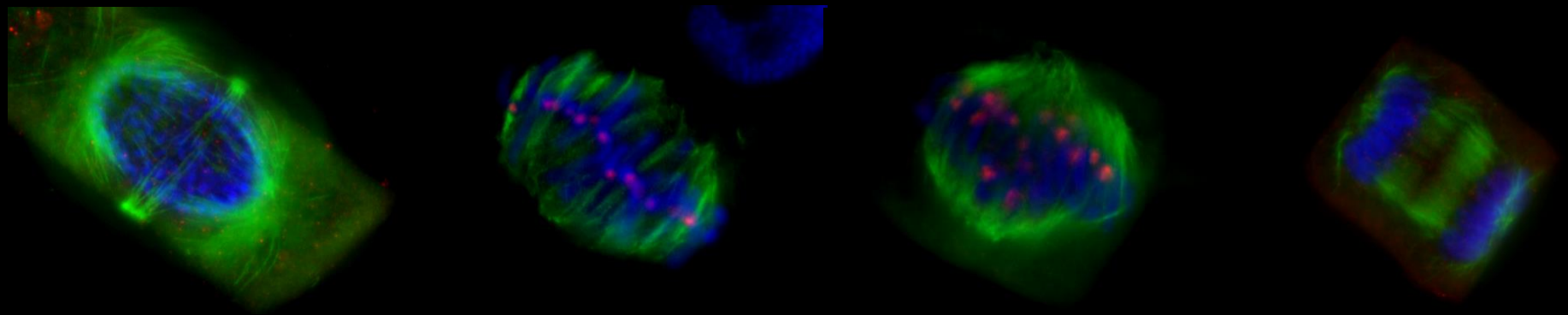
(Golubovskaya et al, 2006).

(phH3Ser10) в М I наблюдается только в
прицентромерной области, и полностью
отсутствует в М II

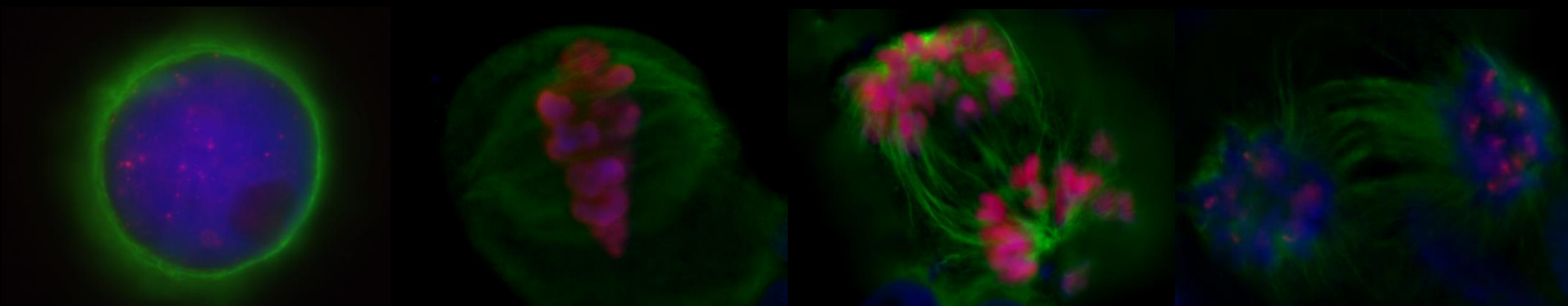
(Kaszas, Cande, 2000).



Специфика локализации анти-phH3Ser10 на хромосомах в митозе и мейозе



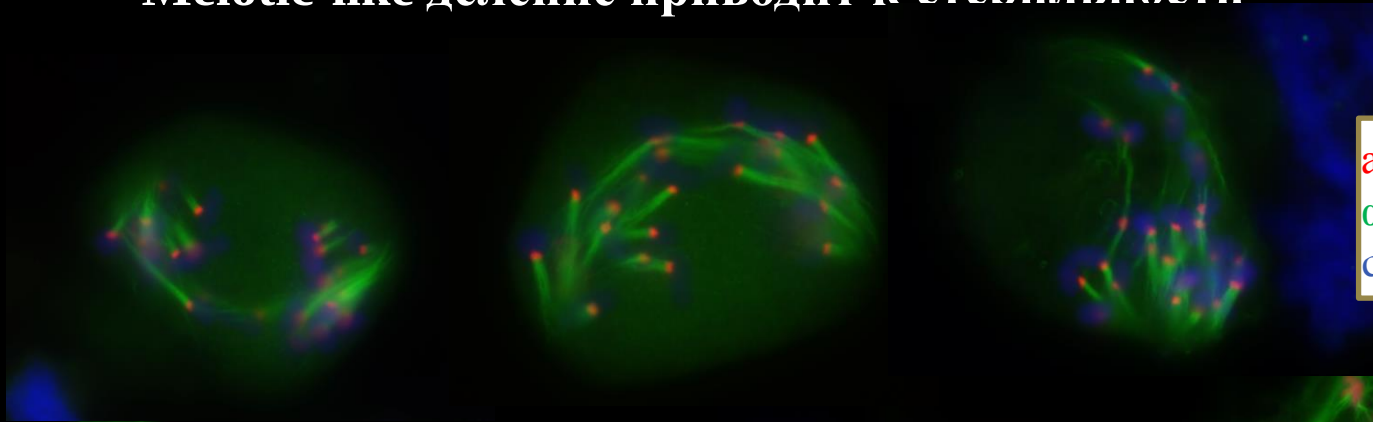
Норма митоз – широкополюсное веретено, фосфорилирование гистона H3 в области центромеры



Норма мейоз (I деление) – конвергентное веретено, фосфорилирование гистона H3 распространяется на всю хромосому в метафазе, снижается к концу анафазы

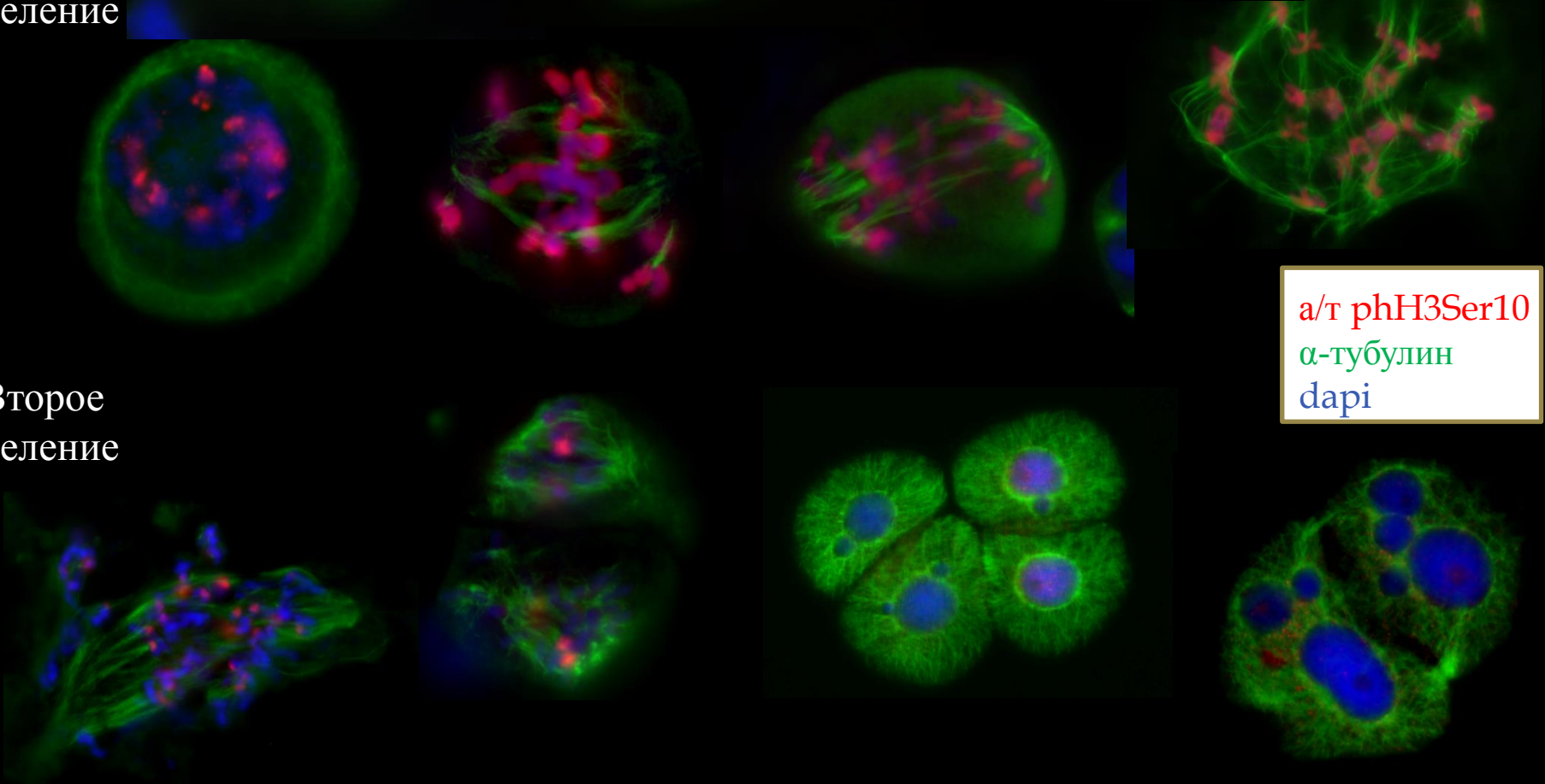
Meiotic-like деление приводит к стерильности

Первое
деление



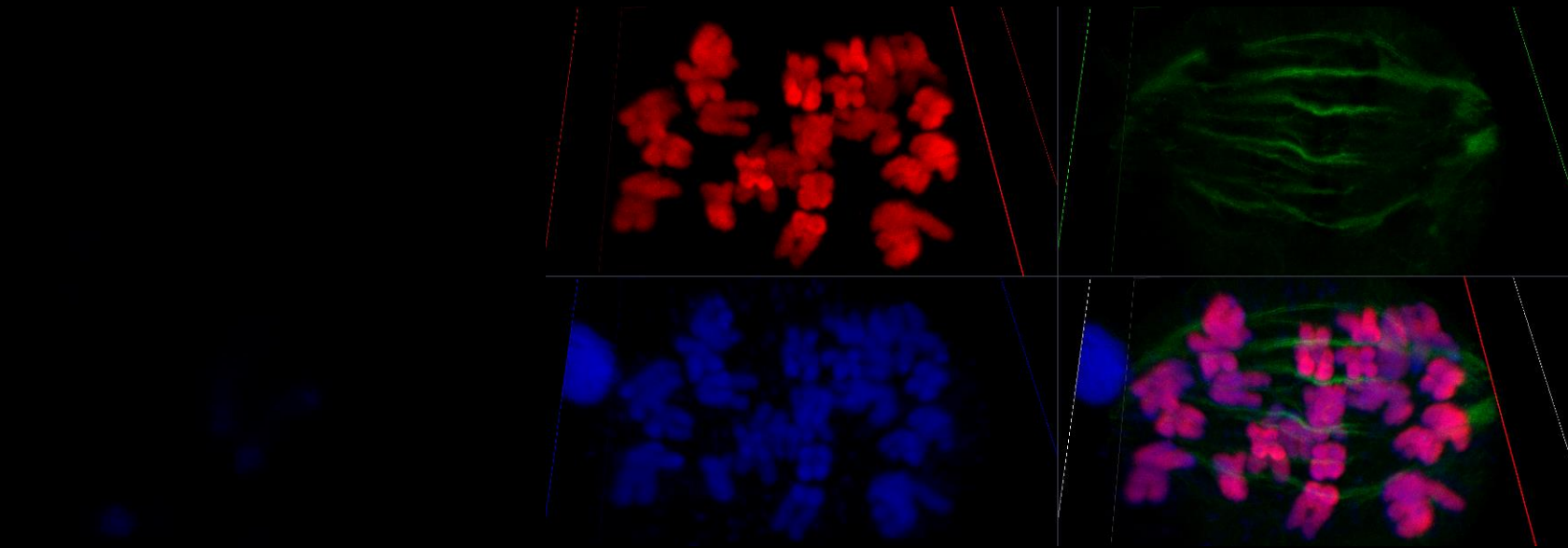
а/т CENH3
 α -тубулин
dapi

Второе
деление



а/т pH3Ser10
 α -тубулин
dapi

Первое деление мейоза у амфигаплоидов



Неравномерное распределение
хромосом по дочерним клеткам

а/т CENH3 α-тубулин dapi

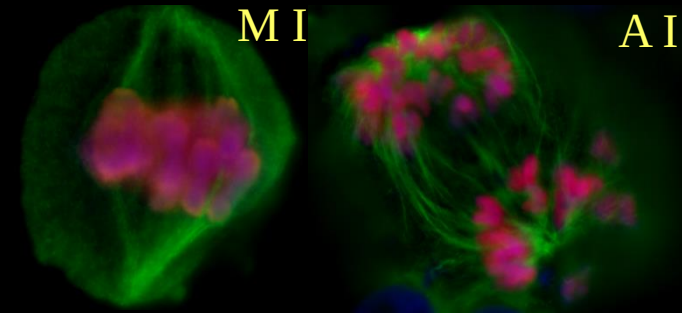
Разделение хроматид в 1 делении

а/т pH3Ser10 α-тубулин dapi



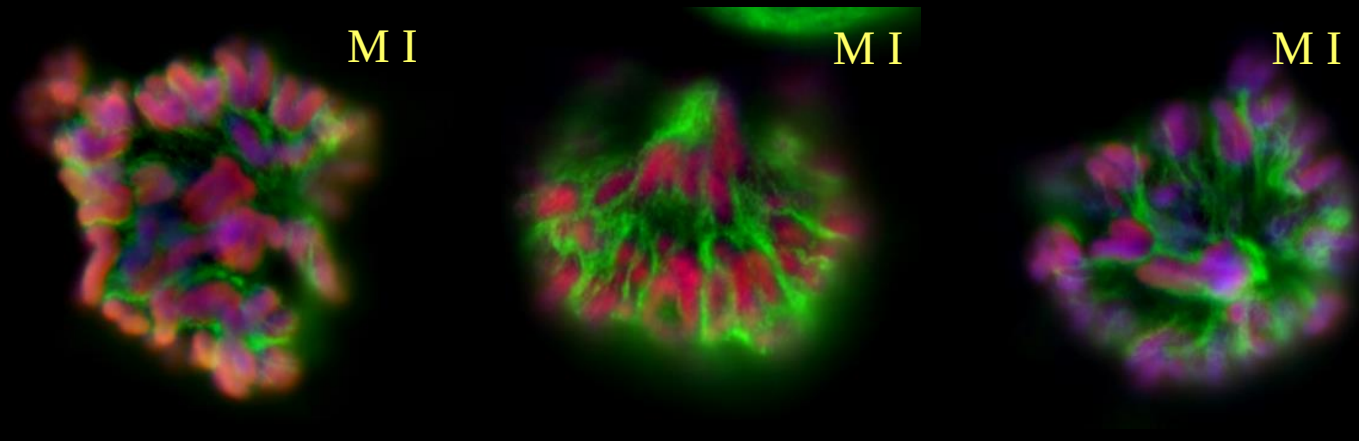
Блокирование первого деления мейоза у пшенично-ржаных амфигаплоидов

Микроспорогенез норма



Формирование монополярного веретена деления

Первое
деление



Второе
деление



Блокирование второго деления мейоза (Mitotic-like) у пшенично-ржаных амфигаплоидов

P-M I

P-M I

M I

M I

A I

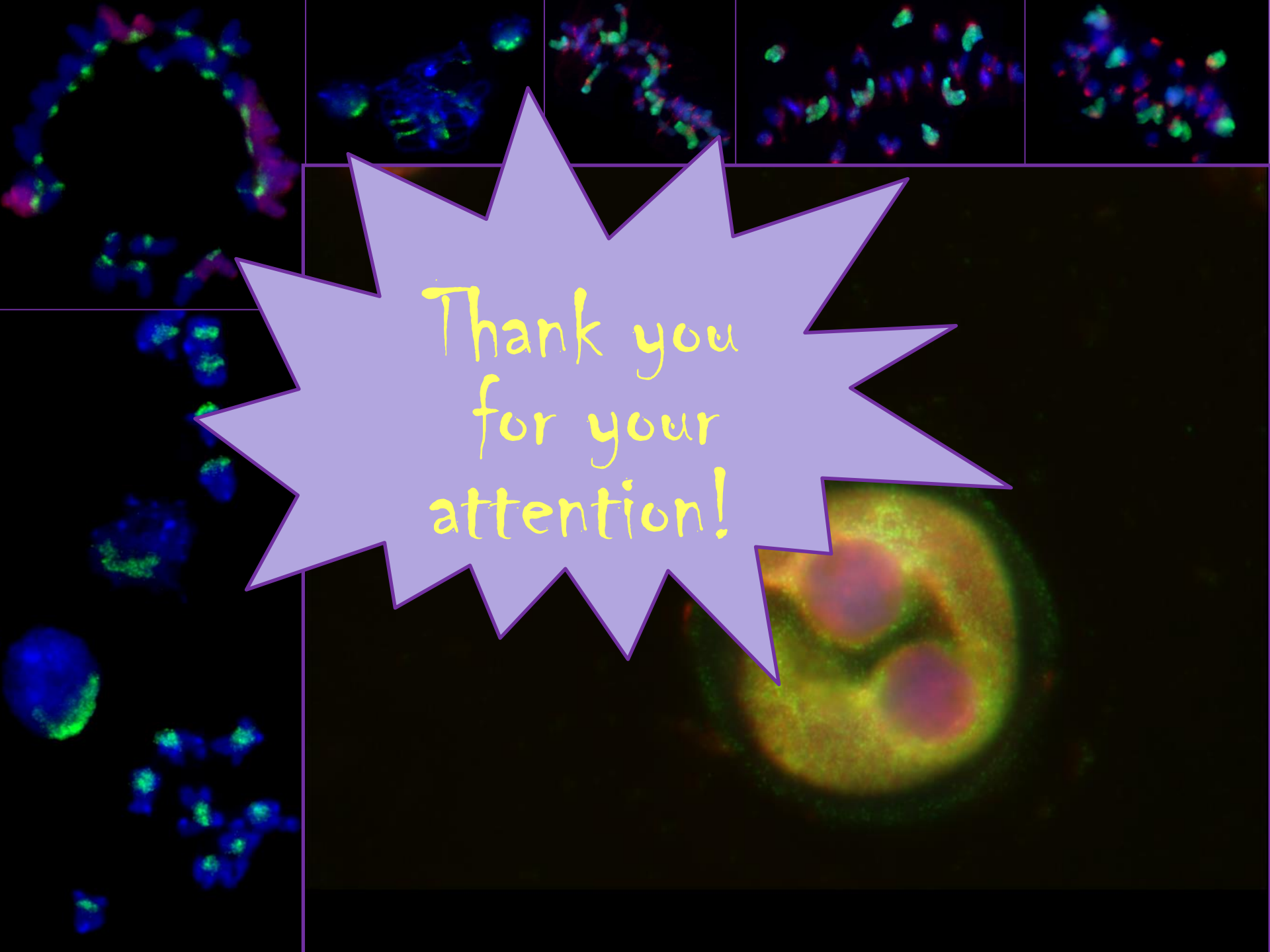
T I

диада

a/т pH3Ser10
 α -тубулин
dapi

Митоз или мейоз?

Поскольку в мейозе у частично фертильных амфигаплоидов сочетаются характеристики мейотического и митотического деления, можно предположить, что мейоз у гибридов протекает по собственному пути/путям, отличным от общепринятых, что требует дополнительного изучения

The background of the slide is a collage of fluorescence microscopy images. In the top left, a ring of cells is stained with blue, green, and red dyes. To the right of this are four smaller panels showing different cellular arrangements and staining patterns. On the left side, there are several clusters of cells, some appearing as single cells and others as small groups. In the bottom right corner, a large, detailed image shows a cell with two prominent, bright red nuclei and a green-stained cytoplasm and nucleus. The entire background is black, making the colored cells stand out.

Thank you
for your
attention!

- Родионов А.В. Полиплоидия и межвидовая гибридизация в эволюции цветковых растений // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2013. Т. 17. № 4/2. С. 916-929.
- Г.Д. Карпеченко, Избранные труды / АН Лутков, ДВ Лебедев.- М.: Наука, 1971. -304 с.
- Fawcett J.A. , S. Maerea, Y. Van de Peera. Plants with double genomes might have had a better chance to survive the Cretaceous–Tertiary extinction event // PNAS. 2009. V. 106. № 14. P. 5737–5742.
- Soltis P.S., D.E. Soltis. The role of hybridization in plant speciation // Annu. Rev. Plant Biol. 2009. V. 60. P. 561-588.
- Hegarty MJ, Hiscock SJ: Genomic clues to the evolutionary success of polyploid plants // Current Biology. 2008. 18: 435–444.
- Feldman M and A.A. Levy // Genetics, 2012. Vol. 192, 763–774 November R.N. Jones M. Hegarty. Order out of chaos in the hybrid plant nucleus // Cytogenet Genome Res. 2009;126:376–389.
- Matsuoka Y, Nasuda S. Durum wheat as a candidate for the unknown female progenitor of bread wheat: an empirical study with a highly fertile F1 hybrid with *Aegilops tauschii* Coss // Theor Appl Genet. 2004. 109:1710-1717.
- Santos JL, Alfaro D, Sanchez-Moran E, Armstrong SJ, Franklin FCH, Jones GH: Partial Diploidization of Meiosis in Autotetraploid *Arabidopsis thaliana* // Genetics 2003, 165:1533-1540.
- Lim K.Y., D.E. Soltis, P.S. Soltis. Rapid chromosome evolution in recently formed polyploids in tragopogon (asteraceae) // PLoS ONE, 2008 | Volume 3 | Issue 10 | e3353
- Chen Z.J. Genetic and Epigenetic Mechanisms for Gene Expression and Phenotypic Variation in Plant Polyploids // Annu. Rev. Plant Biol. 2007. 58:377–406
- Matsuoka Y. Evolution of polyploid triticum wheats under cultivation: the role of domestication, natural hybridization and allopolyploid speciation in their diversification // Plant Cell Physiol. 2011. 52(5): 750–764 doi:10.1093/pcp/pcr018
- Schroeder-Reiter E., Houben A. & G. Wanner. Immunogold labeling of chromosomes for scanning electron microscopy: A closer look at phosphorylated histone H3 in mitotic metaphase chromosomes of *Hordeum vulgare* // Chromosome Research 11: 2003. 585-596.
- d'Erfurth I., S. Jolivet, N. Froger, et al. Turning Meiosis into Mitosis // PLoS Biology. 2009 | Volume 7 | Issue 6 | e1000124
- Martinez-Perez E, Peter Shaw & Graham Moore The Ph1 locus is needed to ensure specific somatic and meiotic centromere association // NATURE |VOL 411 | 10 MAY 2001. 204-207.
- Pawlowski W.P., Chung-Ju Rachel Wang, I.N. Golubovskaya et al. Maize AME10TIC1 is essential for multiple early meiotic processes and likely required for the initiation of meiosis // PNAS March 3, 2009 vol. 106 no. 9 3603–3608
- Martinez-Perez E, Shaw P, Aragon-Alcaide L and Moore G. Chromosomes form into seven groups in hexaploid and tetraploid wheat as a prelude to meiosis // The Plant Journal (2003) doi: 10.1046/j.1365-313X.2003.01853.x
- Silkova et al., 2011, Euphytica
- Lukaszewski A.J., D. Kopecky, G. Linc. Meiosis with Labeled Parental Genomes - <https://plantbiology.ucr.edu/faculty/Updated%20Meiosis%20With%20Labeled%20Parental%20Genomes.pdf>

Генная конверсия (gene conversion) [греч. gen(os) — род, происхождение; лат. conversio — изменение, превращение] — рекомбинации между отдельными частями генов, замена некоторой нуклеотидной последовательности ДНК гомологичной ей последовательностью нуклеотидов.

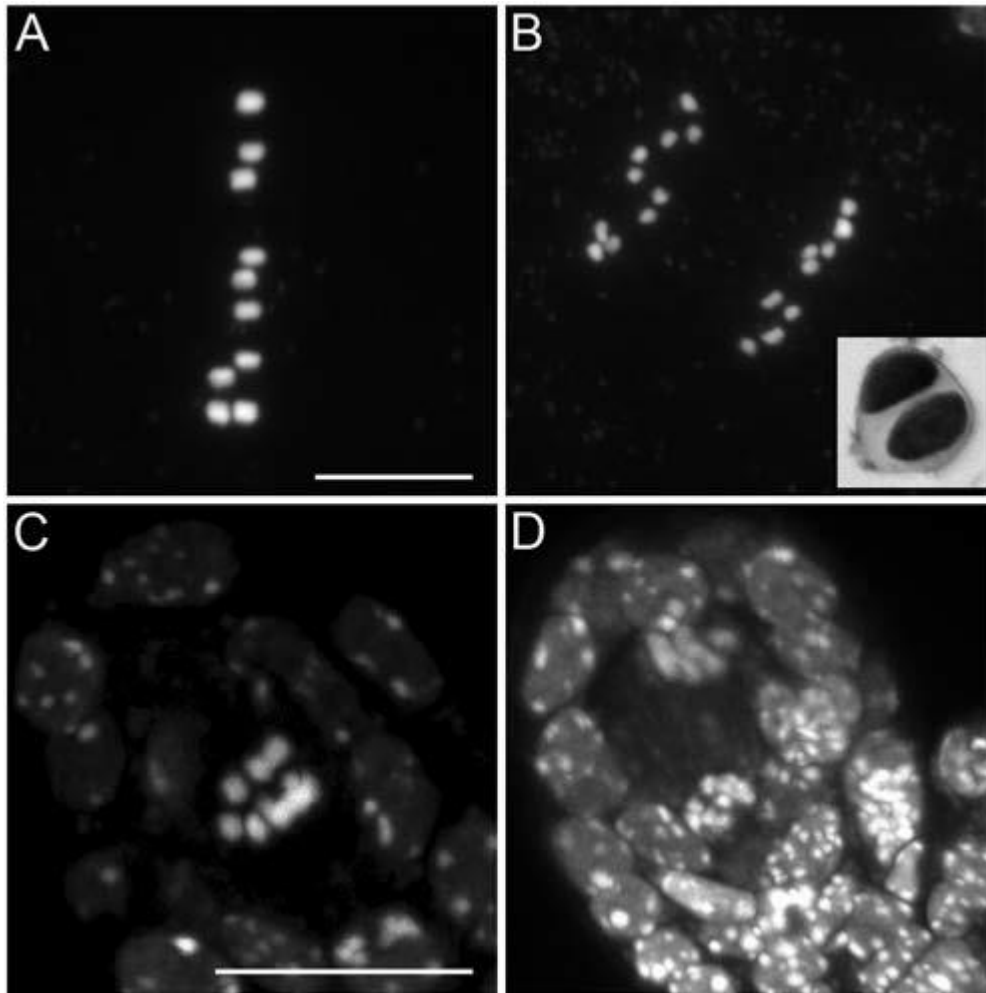
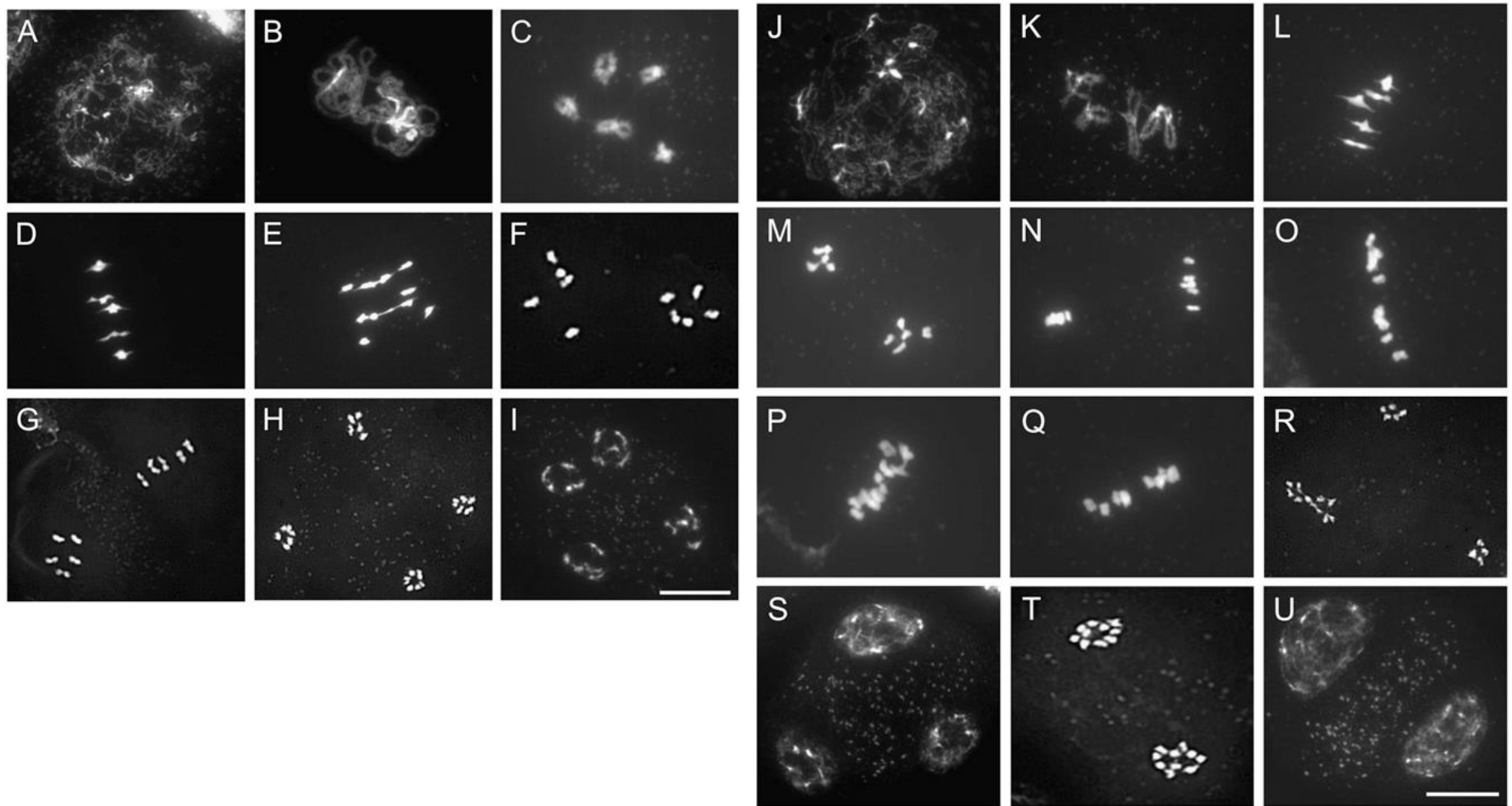


Figure 6. Mitosis-like divisions instead of meiosis in MiMe plants. (A) Male metaphase I (B) Male anaphase I. The vignette shows a dyad in MiMe. (C) Female metaphase I. (D) Female anaphase I. Scale bar = 10 mm.

The Arabidopsis Mutant jason Produces Unreduced First Division Restitution Male Gametes through a Parallel/Fused Spindle Mechanism in Meiosis II



(De Storme, Geelen, 2011, Plant Physiology)

Pre-meiotic endomitosis in the cytokinesis-defective tomato mutant *pmcd1* generates tetraploid meiocytes and diploid gametes

