

Е. Г. СИМОНЯН

О ЦИТОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ ГИБРИДОВ  
ПШЕНИЦЫ TR. ТИМОРНЕЕVI

За последние годы опубликовано значительное число цитологических работ, вскрывающих причину стерильности отдаленных гибридов у различных культур [1—14].

Интересные исследования проведены также на злаковых растениях. Так, по данным Тулпуле [15] у межвидовых гибридов пшеницы, полученных путем скрещивания *Tr. dicoccoides* и *T. durum*, наблюдали высокую стерильность отдельных растений. Стерильные растения в  $F_4$  изучались цитологически. При этом обнаружено: сильное сгущение масс хроматина почти в каждой клетке, хроматидные фрагменты и цепочки хромосом в профазе и т. д.

Е. И. Устинова [11] установила, что причина мужской стерильности у кукурузы связана с разрушением цитоплазмы на одноядерной и двуядерной стадиях. В пыльцевых зернах стерильных форм наблюдалось значительное уменьшение РНК и крахмала в цитоплазме по сравнению с фертильными, а также отсутствие ДНК в ядрах пыльцевых зерен стерильных форм.

Исследования В. Ф. Любимовой [8] на  $F_1$  у пшенично-пырейных гибридов показали зависимость фертильности от погодных условий во время формирования половых клеток и цветения. Отдельные наблюдения показывают, что на микроспорогенез влияют также световые условия. Нарушения микроспорогенеза, как показывают данные опытов, отражаются непосредственно на озерненности колосьев. Автор считает, что путем создания оптимальных условий для мейоза и постмейотического развития половых клеток, а также во время цветения и оплодотворения во многих случаях можно преодолеть стерильность отдаленных гибридов.

Итак, при гибридизации, исследователи часто сталкиваются с явлением, при котором нормальное развитие и строение пыльцы может нарушаться и приводить к появлению стерильной пыльцы.

Подобное явление мы наблюдали на гибридах пшеницы Тимофеева в  $F_1$ . Известно, что пшеница Тимофеева не раз была использована при межвидовых скрещиваниях с целью получения ценных сортов [1—6, 18, 14]. Однако эти скрещивания не имели успеха, ибо полученное потомство являлось неплодовитым. Для выявления причин такой неплодовитости, необходимо было провести цито-эмбриологическое исследование гибридов этого вида пшеницы с другими видами. Из литературных данных известно, что нескрещиваемость с эмбриологической стороны может быть обусловлена:

- 1) отсутствием прорастания пыльцы на рыльце пестика;
- 2) замедленным ростом пыльцевых трубок;
- 3) неспособностью мужских гамет осуществить оплодотворение.

С цитологической стороны нарушение нормального развития пыльцы выражается в том, что ядра и клетки в мейозе делятся неправильно, хромосомы неравномерно и неодновременно отходят к полюсам и т. д.

Наши исследования показали, что на начальных фазах развития мейоз протекает типично и мы не замечаем каких-либо отклонений от нормы. Так, дифференцирующиеся в пыльнике археспориальные клетки (рис. 1) хорошо отличаются от остальных клеток пыльника своими более крупными ядрами и ядрышками и более густой интенсивно окрашивающейся цитоплазмой. К началу профазы ядра еще более увеличиваются, вокруг ядрышек образуется довольно густая, мелкозернистая масса хроматинового вещества, ядра вступают в первую стадию своего деления, в стадию синантисис, изображенную на рисунках 2—3. В дальнейшем хромосомы обособляются в виде бивалентов (диакинез, рис. 4) и как обычно (в метафазе) располагаются на экваторе веретена.

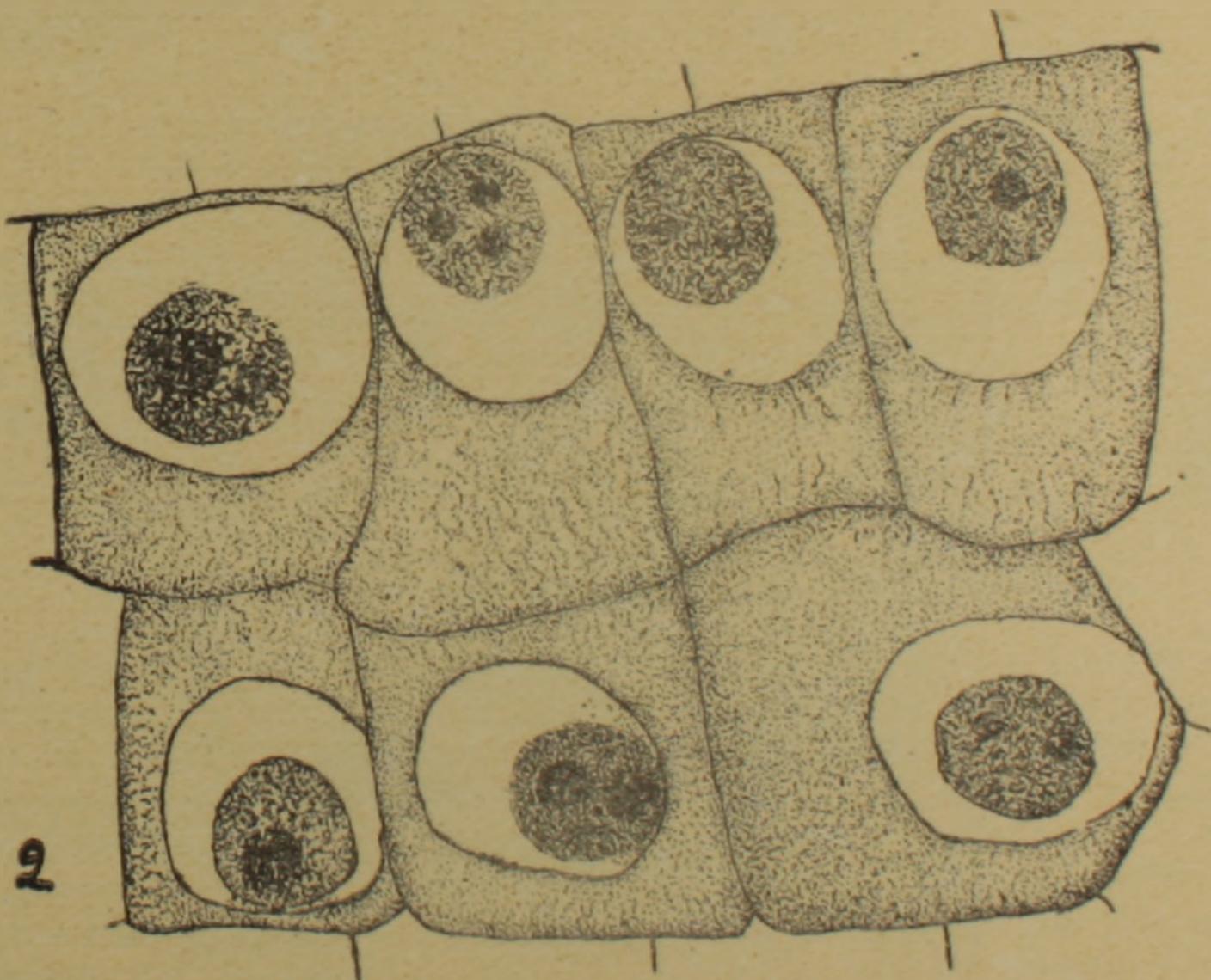
Нарушение нормального течения деления ядер и клеток, при образовании микроспор и мужского гаметофита начинается с этой стадии, когда отдельные биваленты начинают отставать. Это отставание продолжается и в последующих стадиях (ранняя и поздняя анафаза, иногда телофаза). Примечательно, что метафазы с варьирующими числами хромосом встречаются часто. Так, например, на рис. 5 изображена метафаза с 11 хромосомами, на рис. 6 с 13 хромосомами (вариант *T. discosum* × *T. Timopheevi*). Между тем, известно, что гаплоидное число хромосом у обоих родительских форм равно 14 ( $n=14$ ). Как видно из рис. 6, уже в метафазе наблюдается отставание хромосом.

Наряду с метафазами, где биваленты нормально уплотнены и укорочены, наблюдались очень необычные пластинки с редукционным делением хромосом, состоящих из длинных и тонких перекрученных друг вокруг друга, напоминающих спираль хромосом. Анафазы с одновременным расхождением хромосом на нашем материале не наблюдались. Наиболее часто наблюдается запаздывание некоторых из анафазных хромосом (отсутствие одновременности, образование анафазных мостиков). При этом хромосомы располагаются на веретене в полном беспорядке: в то время как одни хромосомы уже дошли до полюсов клетки, другие находятся на пути к ним, а третьи еще остаются на экваториальной плоскости (рис. 7—10). Некоторые из этих хромосом (длинные) в виде тонких вытянутых мостиков растягиваются через всю клетку, соединяя оба полюса (рис. 7). Во многих клетках на этой стадии, кроме целых хромосом, видны многочисленные фрагменты (рис. 9). В одних случаях неправильности в расхождении хромосом к концу анафазы выравниваются, отстающие хромосомы подтягиваются к полюсам и успевают включиться



1

Рис. 1. Двухядерный археспорий в пыльнике гибрида  
*Tr. Timopheevi* × *Tr. discum*.



2

Рис. 2. Фрагмент пыльцевого гнезда гибрида *Tr. Timopheevi* × *Tr. discum*. Ядра археспориальных клеток находятся в раннем синапсисе.

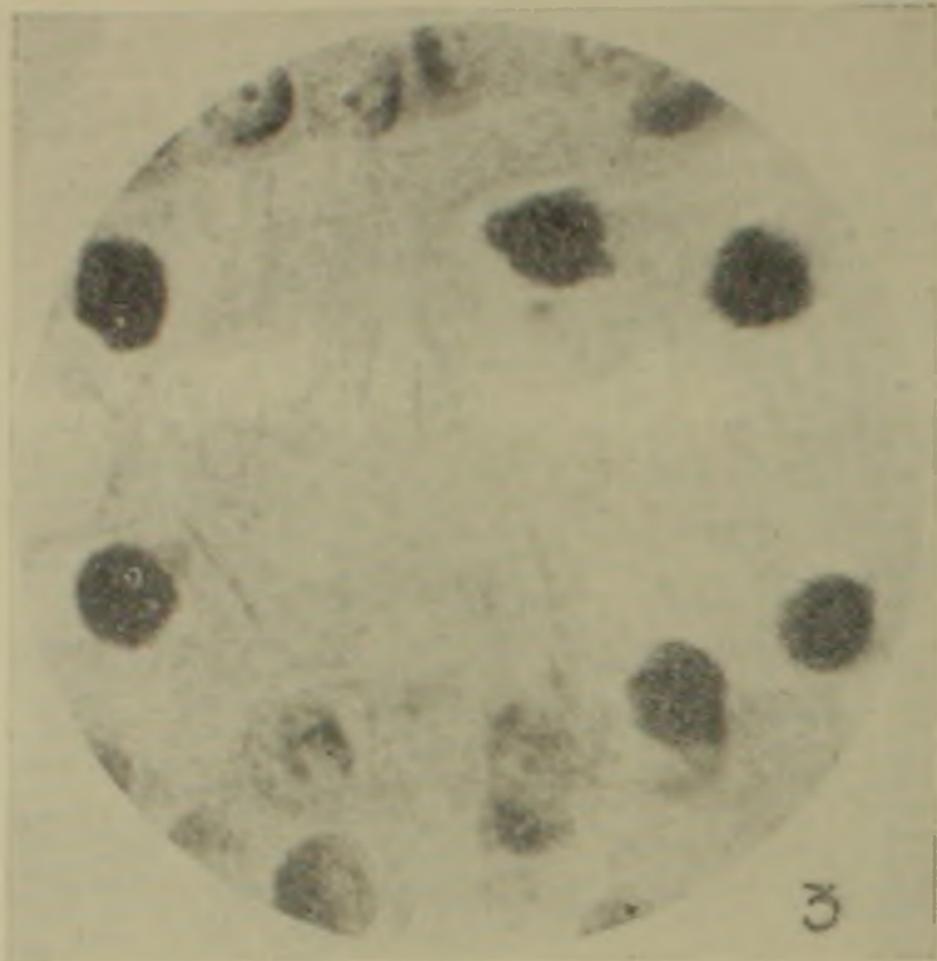


Рис. 3. Ядра археспориальных клеток в начальной стадии синапсиса (*T. Timopheevi* × *T. discum*).

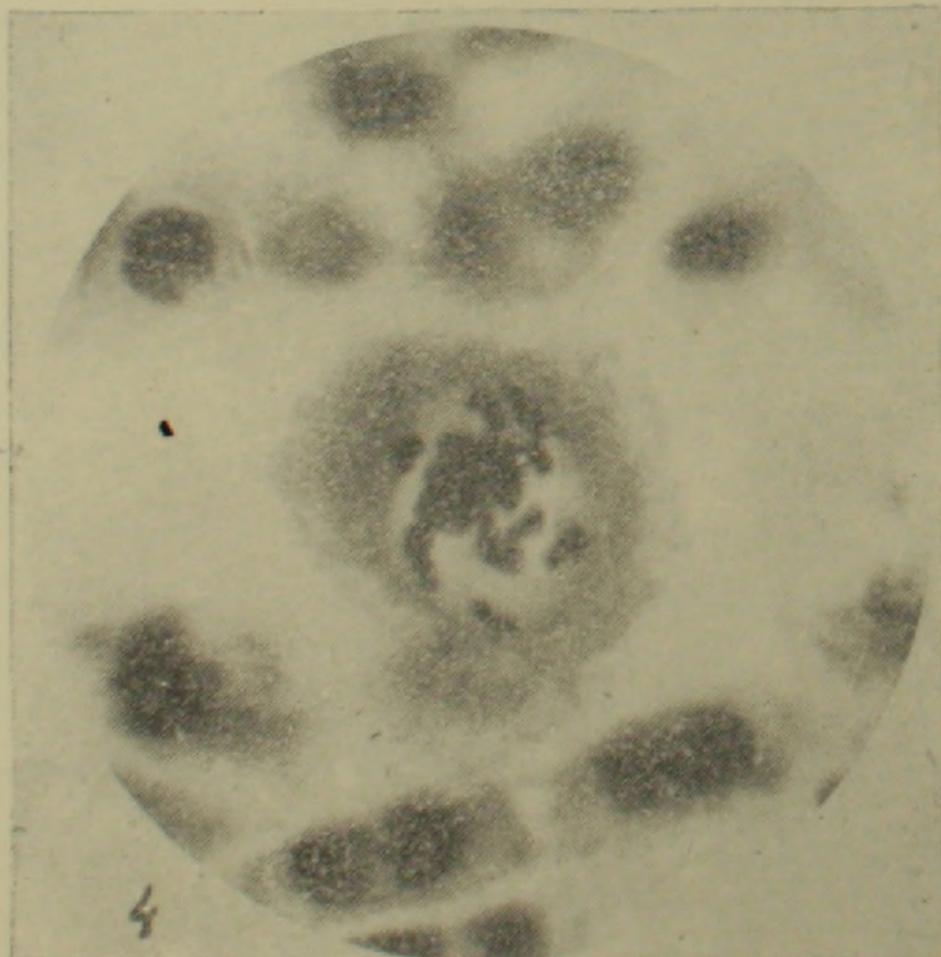
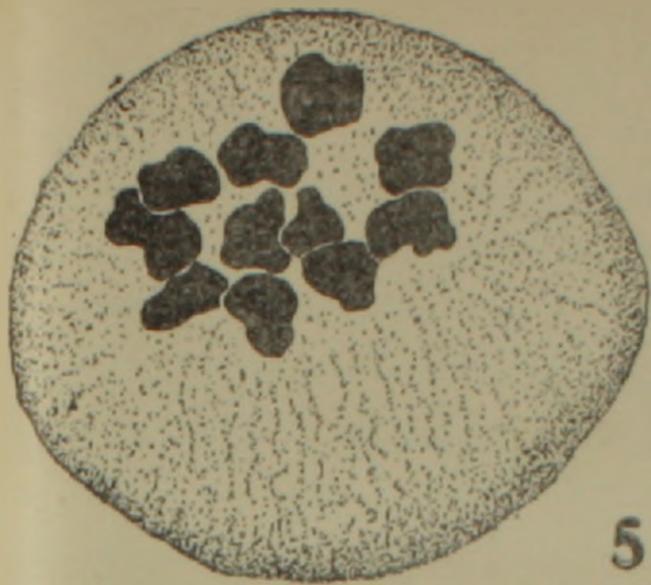
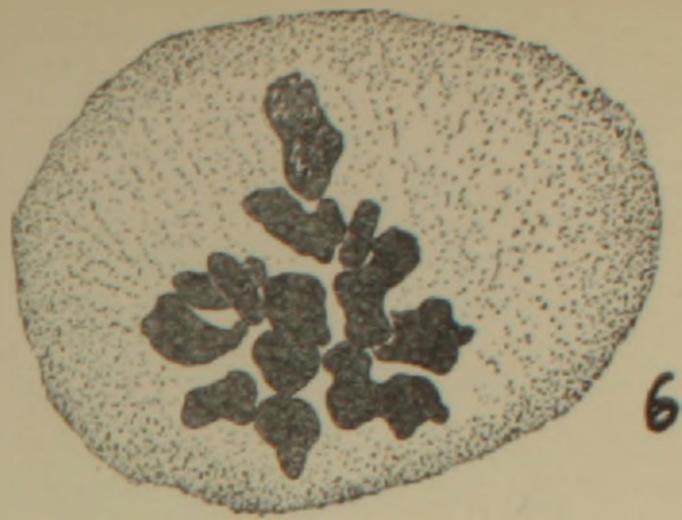


Рис. 4. Диакинез у гибрида *T. Timopheevi* × *T. discum*.



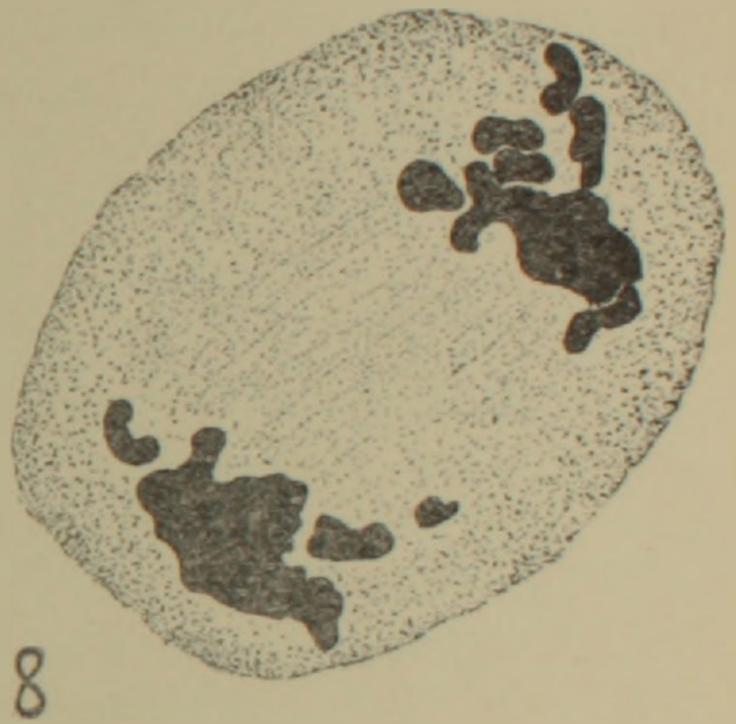
5



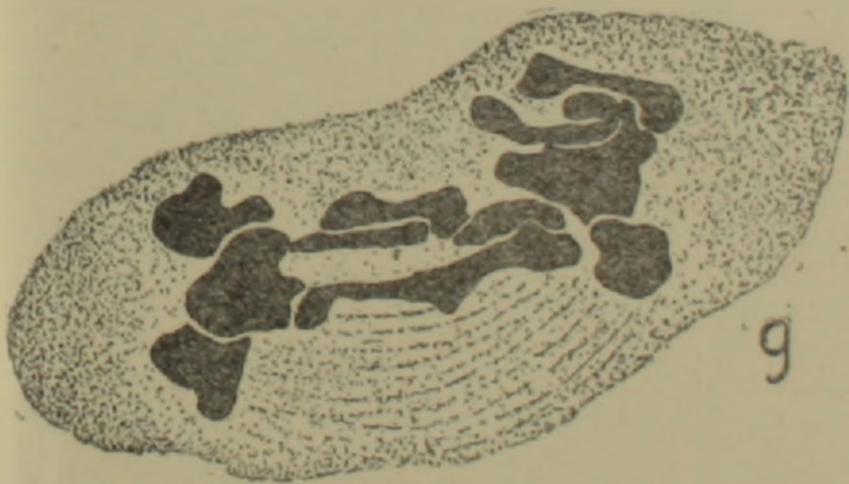
6



7



8



9



10

Рис. 5. Метафаза первого мейотического деления (гибрид *T. discussum* × *T. Timorheevi*).  
 Рис. 6. Отсутствие ориентации у одного бивалента в первой мейотической метафазе (гибрид *T. discussum* × *T. Timorheevi*). Рис. 7. Разрыв в анафазах некоторых хромосом с образованием фрагментов или даже целых хромосом (вариант *T. discussum* × *T. Timorheevi*). Рис. 8. Замедление анафазных хромосом при полярных расхождениях (отсутствие одновременности, вариант *T. discussum* × *T. Timorheevi*). Рис. 9. Хромосомные мостики в анафазе материнских клеток пыльцы (вариант *T. discussum* × *T. Timorheevi*). Рис. 10. Телофаза первого мейотического деления (вариант тот же).

в дочерние ядра. В других случаях, часть хромосом не доходит до полюсов, в результате чего впоследствии образуются добавочные ядра, часто весьма небольших размеров, т. е. микроядра. Из последних либо каждая окружается собственной плазмой и оболочкой, либо заключается по нескольку в одну и ту же, часто очень крупную клетку. Микроядра постепенно дегенерируют, но нередко их удается обнаружить на разных фазах развития мужского гаметофита.

По данным Е. И. Устиновой [11, 12] у стерильных форм кукурузы не наблюдается нарушений в нормальном течении мейоза. Автор объясняет стерильность кукурузы дегенерацией цитоплазмы во время формирования мужского гаметофита. Дегенерация цитоплазмы пыльцевых зерен во время формирования мужского гаметофита наблюдается и у изученных нами гибридов. Однако, нам кажется, что это явление связано с нарушением хода мейотического деления, в результате которого меняется весь процесс формирования мужского гаметофита.

Институт земледелия  
АрмССР

Поступило 26.IV 1963 г

Ե. Է. ՄԻՄՈՆՅԱՆ

TR. TIMOPHEEVI ՅՈՐԵՆԻ ՀԻՔՐԻԳՆԵՐԻ ՑԻՏՈԼՈԳԻԱԿԱՆ  
ՈՒՍՈՒՄՆԱՍԻՐՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ու մ

Հեռավոր հիբրիդացման ժամանակ հաճախ տեղի են ունենում այնպիսի անցանկալի երևույթներ, ինչպիսիք են շխաշաձևելը և ստերիլությունը:

Վերը նշված երևույթների պատճառները տարբեր են և չեն կարող պարզաբանվել առանց պենետիկական, ֆիզիոլոգիական, բիոքիմիական, ցիտոլոգիական, էմբրիոլոգիական և այլ մեթոդների կիրառման:

Հայտնի է, որ հեռավոր հիբրիդացման ժամանակ հետազոտողները հաճախ են հանդիպում այնպիսի երևույթների, որոնց ժամանակ փոշեհատիկի նորմալ զարգացումը և կառուցվածքը խախտվում է, որը հանգեցնում է ստերիլ փոշեհատիկի գոյացմանը: Նման երևույթ մենք դիտել ենք Tr. Timopheevi ցորենի հիբրիդների մոտ: Հայտնի է, որ ցորենի այս տեսակը բազմիցս օգտագործվել է ցորենների արժեքավոր սորտեր ստանալու համար: Սակայն այդ խաշաձևումները հաջողությամբ չեն ավարտվել, որովհետև ստացված սերունդը եղել է ոչ պտղաբեր: Եթե փոշեհատիկի նորմալ զարգացման խախտումը դիտվի ցիտոլոգիական տեսակետից, ապա կարելի է նկատել, որ բջիջը և կորիզը ձեղուկցիոն բաժանման ժամանակ կիսվում են ոչ ճիշտ ձևով: Քրոմոսոմները ոչ հավասար շափով և ոչ միաժամանակ են մոտենում բևեռներին: Սեր դիտողությունները ցույց տվեցին, որ ձեղուկցիոն բաժանումը իր զարգացման սկզբնական փուլում ընթանում է նորմալ, և մենք չենք նկատել որևէ շեղում նորմայից:

Միկրոսպորի կազմավորման պայքում բջջի և կորիզի նորմալ ընթացքի խախտումը տեղի է ունենում այն ժամանակ, երբ բիվալենտի անջատումն

սկսում է դանդաղել, ետ մնալը շարունակվում է հաջորդ ստադիաներում (վաղ և ուշ անաֆազա, երբեմն տելոֆազա): Հաճախ կարելի է դիտել մի քանի անաֆազային քրոմոսոմների ուշացում (միաժամանակ կապմավորման բացակայություն, անաֆազայի կամրջակների գոյացում): Այդ դեպքում քրոմոսոմները առանցքի վրա դասավորվում են լրիվ անկանոն և երբ մի քրոմոսոմը հասնում է բջջի բևեռ, մյուսը գտնվում է այդ ճանապարհին, իսկ մյուսները մնում են առանցքի հարթության վրա:

Մի դեպքում քրոմոսոմների ոչ ճիշտ տրոհվելը անաֆազայի շրջանում հավասարվում է, հետ մնացած քրոմոսոմները ձգվում են դեպի բևեռները և մտնում են դուստր կորիզների մեջ: Մի այլ դեպքում քրոմոսոմների մի այլ մասը չի հասնում բևեռներին, որի հետևանքով հետագայում գոյանում են լրացուցիչ կորիզներ, որոնք հաճախ լինում են փոքր չափերի, այսպես կոչված միկրոկորիզներ: Միկրոկորիզները աստիճանաբար դեգեներացիայի են ենթարկվում, բայց երբեմն նրանց հնարավոր է դիտել արական դոմենտոֆիտի զարգացման տարբեր փուլերում:

#### Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Գուլկանյան Վ. Օ. Изв. АН АрмССР, 8, 1941.
2. Գուլկանյան Վ. Օ. Изв. АН АрмССР, 4, 1946.
3. Գուլկանյան Վ. Օ. О путях создания сортов пшениц для высокогорных районов, 1952.
4. Գուլկանյան Վ. Օ. Изв. АН АрмССР (биол. науки), VIII, 10, 1955.
5. Декапрелевич Л. Л., Менабде В. Л. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, XX, 1929.
6. Захаржевский А. А. Журн. Яровизация, 3, 1940.
7. Колесников С. М., Котоман Е. М., Коваленко В. А. Тр. 1 научн. конференции молодых ученых Молдавии, 1960.
8. Любимов В. Ф. Сб. Отдаленная гибридизация растений, М., Сельхозгиз, 1960.
9. Медведева Г., Базавлук В. ДАН СССР, т. XXVII, 6, 1951.
10. Поддубная-Арнольди В. А. Сб. Отдаленная гибридизация растений, М., Сельхозгиз, 1960.
11. Устинова Е. И. ДАН СССР, т. 127, 3, 1959.
12. Устинова Е. И. Журн. Цитология, 3, 3, 1961.
13. Цицин Н. В. Отдаленная гибридизация растений. Гос. изд. сельхоз. лит-ры, М., 1954.
14. Якубцинер М. М. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., серия, А., 11, 1934.
15. Tulpule S. H. J. Genet. and Plant Breed, 19, 2, 1959.