

С. Н. МОВСЕСЯН, Э. В. АЙКАЗЯН

## ИССЛЕДОВАНИЕ МЕЙОЗА У СТЕРИЛЬНЫХ ФОРМ СЛОЖНОГО ГИБРИДА ПШЕНИЦЫ

Гибридизация, как метод получения новых форм экспериментальным путем, весьма распространена в природе. Наибольшее число сортов пшениц, обладающих высокой продуктивностью, являются гибридами по происхождению. Гибридное потомство в основном обладает гетерозисом в первом поколении, проявляющимся не только в высокой продуктивности, но и в высококачественности биохимического состава семян. Однако не все гибридные растения характеризуются высокой урожайностью. Описано немало случаев, когда в гибридном потомстве наблюдаются полужерильные или стерильные формы.

Сотрудники отдела селекции Института земледелия МСХ под руководством акад. В. О. Гулканяна разработали новый метод гибридизации пшеницы [5].

Полученные ими усложненные гибриды резко отличались от родительских форм и от простого гибрида своими морфо-биологическими особенностями. Отличительной чертой этих усложненных гибридов является не только высокая урожайность, но и другие ценные хозяйственные признаки.

Между тем среди сложных гибридов одной и той же комбинации, наряду с формами с резко повышенной урожайностью, выявились растения с очень крупными, но стерильными колосьями. Для выяснения причин этого явления нами был применен цитологический анализ.

Задачей нашей работы явилось исследование характера и особенностей мейоза и формирования мужского гаметофита у сложного гибрида и его исходной формы — пшеницы Эритролеукон 12. Для цитологического анализа были использованы стерильные формы линий 17, 19, которые имеют следующее структурное происхождение. ( $\{[(\text{Эритролеукон } 12 \times \text{Грекум } 24) \times \text{Эритролеукон } 12] \times \text{Арташати } 42\} \times \text{Меридионале } 5) \times \text{Егварди } 4 \times \text{Эритролеукон } 12$ . Прежде всего было обращено внимание на то, что у сложных стерильных гибридов организуется различное число пыльников. Подсчеты показали, что у фертильных гибридных растений в одном колосе организуется в среднем 240 выполненных пыльников, а у стерильных — 37—40, к тому же у последних в большинстве случаев они содержат небольшое число сморщенных пыльцевых зерен, проявляющих все признаки дегенерации. Для выяснения причины сте-

рительности были проанализированы фазы редукционного деления в материнских клетках микроспор.

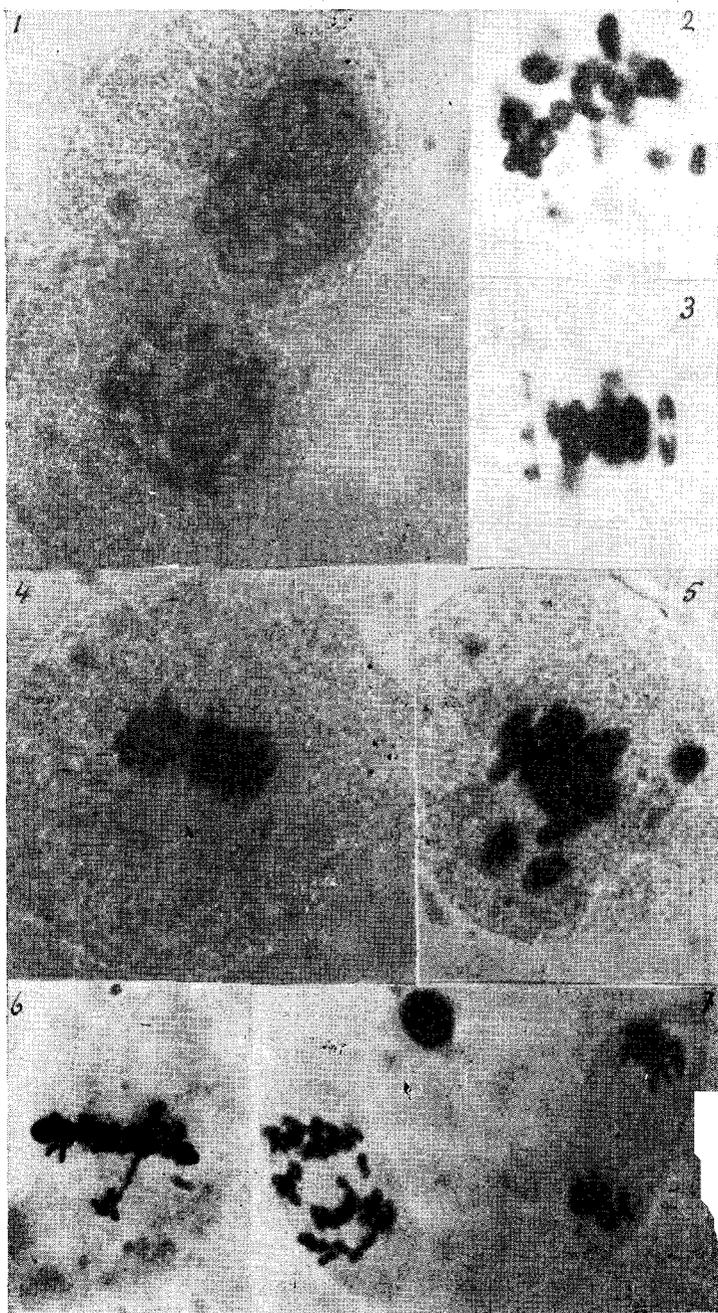
Сбор материала был проведен в 1967—68 гг. в периоды цветения, с 2—3-дневными интервалами. Материал фиксировали раствором Карнуа (6=3=1), спирт-уксусной смесью (3:1). Исследование проводилось на временных ацетокарминовых и на постоянных препаратах, окрашенных гематоксилином по Гейденгайну. Применялась также ускоренная методика окрашивания препаратов основным фуксином, предложенная Батталия [21]. Этот метод имеет определенное преимущество по сравнению с ацетокарминовым, поскольку кипячение материала на спиртовке увеличивает разрывы в хромосомах [18].

Изучение микроспорогенеза у фертильных форм растений показало, что мейоз обычно протекает последовательно, синхронно, в результате чего образуются нормальные тетрады, а в дальнейшем—вполне фертильные трехъядерные пыльцевые зерна.

При изучении фаз мейоза у стерильных форм сложного гибрида наблюдаются значительные нарушения как в I, так и во II мейотическом делениях. Вначале у них, как и у фертильных форм, на ранней стадии образования зачатков пыльников образуется четыре тяжа археспориальных клеток. Последние развиваются в спорогенные, а затем в материнские клетки микроспор (рис. 1), имеющие изодиаметрическую форму и одно большое ядро. В профазе диакинеза образуется всего 21 бивалент—кольцеобразные, с терминальными хиазмами на обоих плечах и редко—палочкообразные (прямые) (рис. 2). На рис. 3 особенно наглядно видна терминальная хиазма в праволлежащем биваленте. У определенного числа клеток уже в метафазе (рис. 4, 5) встречаются разбросы хромосом.

К сожалению, материнские клетки микроспор (МКМ) в диакинезе редко удается уловить, поэтому число кольцевых и прямых бивалентов и их соотношение у сложных гибридов пшениц нами еще не выяснено. Эта фаза трудноуловима, поскольку протекает очень быстро. Между тем, нам кажется, что тщательный анализ именно этой фазы может пролить свет на проявление стерильности у сложных гибридов в потомстве в различные годы произрастания. Во всяком случае уже сейчас ясно, что поведение хромосом в последующих фазах деления с их отклонениями свидетельствует о неправильной конъюгации, о несовместимости геномов у разных сортов.

Наблюдаемые в начальных фазах мейотического деления нарушения проявляются и в последующих фазах. Так, например, в метафазе I встречается некоторое число хромосом вне экваториальной плоскости (рис. 6). Вне экваториальной плоскости найден ассиметричный бивалент, у которого лишь небольшой участок длинного плеча находится в контакте с другой хромосомой, а определенные локусы последней не комплементарны конъюгирующей паре. В анафазе I хромосомы располагаются беспорядочно вдоль веретена, поэтому в МКМ эти нарушения особенно наглядны в отдельных участках гнезда пыльника. Нет того дружного отхождения гомологичных хромосом к полюсам, которое имеет место в МКМ фертильных форм растений, и в результате наблю-



**Рис. 1—7.** Материнские клетки микроспор в мейозе I у стерильных форм сложных гибридов пшениц. 1. Материнские клетки микроспор в пахине. 2. Кольцевые и палочковидные биваленты в диакинезе. 3. МКМ в метафазе I — хромосома с телоцентрической хиазмой и разорванным бивалентом. 4. Метафаза I без отклонений. 5—6. В метафазе I, выброс 1—3 хромосом в цитоплазму. 7. Анафаза I с нарушенным расхождением хромосом к полюсам.

дается неукomплектованность, разбросанность (рис. 7, 8, 9). Нарушения в анафазе I проявляются не только в отстаивании отдельных хромосом, но и в образовании мостов, как хроматидных, так и хромосомных (рис. 10, 11). В исследуемом материале хромосомные мосты сопровождаются 1—2 отстающими хромосомами или фрагментами.

В следующей фазе деления — телофазе — хромосомы часто успевают подтянуться к полюсам, благодаря чему в этой фазе отстающих хромосом несколько меньше. Наиболее часто встречаются телофазы с одним-двумя отстающими унивалентами, как это видно на рис. 12, на котором изображена одна субметацентрическая хромосома. Второе деление мейоза—гомотилическое—протекает довольно быстро и с меньшим числом нарушений, поскольку в поздних стадиях они в какой-то степени реализуются. Эти нарушения проявляются в анафазе II (рис. 13)—при делении двух ядер хорошо видна неукomплектованность хромосом в полюсах. Безусловно, подобные явления в I и II мейотическом делениях приводят к образованию микроспор с разным числом хромосом. Некоторые клетки тетрады, по-видимому, получают незначительное число хромосом, не достигают полного созревания и дегенерируют. Иногда у стерильных форм гибридов в пылевых гнездах формируется столь малое число сморщенных пылевых зерен, что гнезда оказываются почти пустыми.

У фертильных форм после двух мейотических делений из каждой МКМ формируются нормальные тетрады (рис. 15), каждая клетка которых содержит одно крупное ядро и заполнена цитоплазмой [1].

У стерильных форм нарушения наблюдаются не только в микроспорогенезе, но и в гаметогенезе. Как и свойственно представителям семейства злаковых, материнские клетки пыльцы стерильных форм гибридов также не заполняют полость гнезда пыльника, а располагаются постенно в один слой.

Такое положение сохраняют и одноядерные пылевые зерна стерильных форм (рис. 16). Тапетальный слой при этом полностью сохраняется, при окраске основным фуксином ядра его дают очень четкую реакцию Фельгена, что свидетельствует не только об их морфологической целостности, но и функциональной деятельности их. Пылевые зерна поради обращены к тапетальному слою, содержат небольшое количество цитоплазмы, сосредоточенной вокруг ядра. Ядра же в большинстве случаев имеют диффузное строение (рис. 17) с нечеткими границами. Пылевые зерна с подобной структурой имеют сравнительно сферическую форму, но при пылении сильно сморщиваются (рис. 18). У стерильных форм сложных гибридов они остаются на одноядерной стадии, не в состоянии участвовать в опылении, оплодотворении; таким образом, резко снижается семяобразование и урожайность этих растений.

Несмотря на то, что у стерильных форм гибридов наблюдаются отклонения в различных фазах мейоза, в метафазных пластинках соматических клеток в основном насчитывается 42 хромосомы. (На помещен-

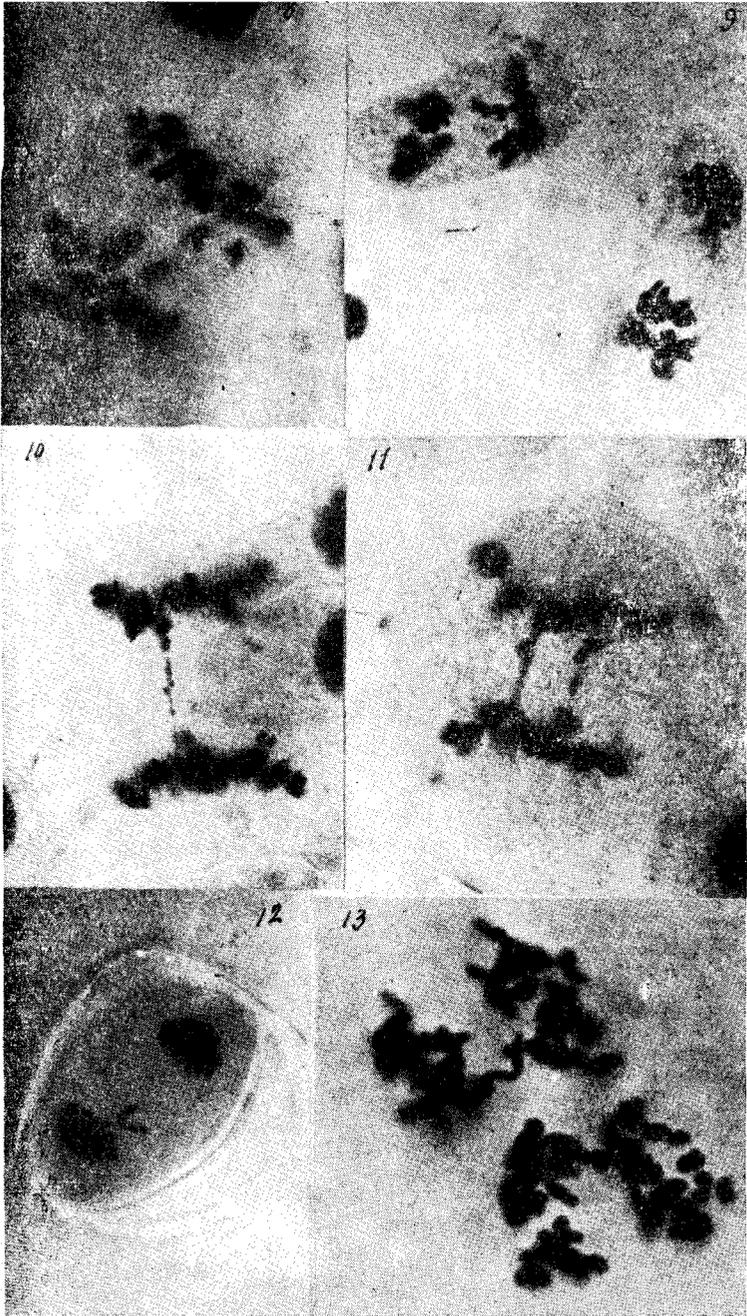


Рис. 8—13. 8. Анафаза I. 9. Телофаза I с неуклектованными и раздробленными на две-три группы хромосомами на полюсах. 10—11. Анафаза I с хроматидными и хромосомными мостами. 12. Телофаза I с одной отстающей субметацентрической хромосомой. 13. Второе мейотическое деление—анафаза с нарушениями.



Рис. 14—19. 14. Асинхронное деление в МКМ. 15. Тетрада с вполне нормально развитыми клетками. 16. Продольный срез пыльника с постоянным расположением микроспор. 17. Одноядерное пыльцевое зерно до опыления. 18. Одноядерные пыльцевые зерна во время пыления. 19. Хромосомный набор в соматических клетках корешка стерильной формы пшеницы.

ной микрофотографии—рис. 19—насчитывается 41 хромосома, одна оказалась вне фокуса).

Нарушения в мейотическом делении при развитии микроспор и гамет у отдаленных межродовых, межвидовых гибридов, апомиктов и у полиплоидов, полученных экспериментальным путем, очень сходны по своему характеру. Так, анализируя пшенично-пырейные гибриды второго поколения, Вакар [4] пришел к выводу, что хромосомы в мейозе сильно не сбалансированы, от чего и зависит самостерильность гибридов.

Идентичная картина в поведении хромосом в мейозе описана также в отношении неполных пшенично-пырейных амфидиплоидов, где обнаружены большие нарушения, которые приводят к образованию почти 80% ненормальных тетрад.

На основании анализа мейоза у 56-хромосомного пшенично-пырейного гибрида Хвостова и Проведникова [19] пришли к выводу, что наблюдаемые в мейозе нарушения обусловлены главным образом влиянием отдельных наследственных факторов в несбалансированном генотипе гибрида, содержащем хромосомы генетически отдаленных форм.

Следовательно, как перечисленные факты, так и факты, добытые Костовым [6], Левитским и Бенецкой [7], Поддубной-Ариольди [15], Мюнтцингом [12], показывают, что у отдаленных гибридов в кариотипе содержатся два негомологичных генома.

Во всех этих случаях особенно большую склонность к нарушениям проявляют растения гибридного происхождения. Это естественно, поскольку гибриды менее устойчивы и на малейшие изменения условий дают большое число отклоняющихся форм с аномальными микроспорами. Поэтому степень стерильности гибрида иногда объясняют не только условиями произрастания, когда происходит процесс формирования половых клеток, но и гибридным происхождением его. Такие формы, как аллополиплоиды, межвидовые и межродовые гибриды, экспериментально полученные полиплоидные формы, [3, 8, 9] растения с апомиктичным типом размножения [11, 16, 20] менее устойчивы, и при формировании и созревании их половых клеток проявляется множество отклонений, нарушений.

Отклонения наблюдаются не только в указанных случаях, но даже при температурных колебаниях [10, 14] и недостатке микроэлементов [2]. Следовательно, и малейшие колебания условий—температуры, питания, микроэлементов и неоднородности геномного состава гибридов полиплоидов—могут привести к глубоким нарушениям при развитии и созревании половых клеток. Этот период у растений является наиболее чувствительным и малейшие изменения приводят к глубоким нарушениям.

У гибридов, полученных путем близкородственного скрещивания, подобные нарушения проявляются в меньшей степени или вовсе отсутствуют. В данном случае у скрещивающихся индивидов, обладающих одинаковым числом хромосом, вследствие структурных различий [3] мейоз протекает с нарушениями.

Нарушения в мейозе ведут к образованию половых клеток с различным комплексом хромосом, при исключительно большом многообразии в сочетании хромосом. Поэтому как первое поколение гибридов, так и последующие цитологически не сбалансированы, от чего зависит их самостерильность. Все эти нарушения объясняются в основном несовместимостью хромосомного набора.

Мы, конечно, не считаем, что только нарушения мейотического деления являются причиной появления стерильных форм сложных гиб-

ридов среди высокоурожайных усложненных гибридов пшениц. Возможно, кроме этого существуют и другие причины, также способствующие появлению определенного числа полужерильных и стерильных колосьев и колосков в колосьях. Отклонения в мейотическом делении уже в какой-то мере являются неопровержимым доказательством того, что сложные гибриды пшениц, хотя и получены путем близкородственного принудительного скрещивания, а в последующие годы—путем свободного доопыления для усложнения, обогащения «новыми свойствами», геномный состав скрещивающихся форм не однородный. Поэтому у гибридов в поколениях, наряду с высокоурожайными формами, их аналоги стерильны, т. е. гибриды проявляют нестабильное состояние. Безусловно, цитологический метод исследования микроспорогенеза сложных гибридов не может дать исчерпывающего объяснения причины этого явления. В данном случае необходимо применить также цитохимический метод исследования для выяснения биохимических и физиологических процессов, нарушения которых непосредственно действуют на нормальное прохождение мейоза. На основании цитологического анализа мы пришли к следующему предварительному заключению.

Выявленные аномалии в микроспорогенезе сложных гибридов говорят о том, что появление стерильных колосьев является следствием нарушений в мейозе, приводящих к дегенерации пыльцы.

Дегенерация пыльцевых зерен у стерильных форм происходит после обособления спор из тетрад. В этом случае микроспоры остаются на одноядерной стадии и формирование гаметофита не происходит.

Ереванский государственный университет,  
научно-исследовательская лаборатория цитологии

Поступило 22.VII 1969 г.

Ս. Ն. ՄՈՎՍԵՍՅԱՆ, Է. Վ. ԱՅԿԱԶՅԱՆ

**ՅՈՐՆԵՆԻ ԲԱՐՊ ԶԻՐԻԳՆԵՐԻ ՍՏԵՐԶ ՁԵՎԵՐԻ  
ԲԶՋԱՐԱՆԱԿԱՆ ՈՒՍՈՒՄՆԱՍԻՐՈՒԹՅՈՒՆԸ**

Ա մ փ ո փ ո լ մ

ՀՍՍՀ գյուղատնտեսության մինիստրության երկրագործության ինստիտուտում նոր մեթոդով ստացել են արժեքավոր տնտեսական հատկանիշներով և բարձր բերքատվությամբ օժտված ցորենի բարդ հիբրիդներ: Սակայն, այդ հիբրիդների մեջ կան այնպիսի ձևեր, որոնք ունեն խոշոր անպտղաբեր հասկեր:

Բջջաբանական ուսումնասիրությունը ցույց տվեց, որ այդ հասկերում միկրոսպորոգենեզի ժամանակ տեղի են ունենում մեյոտիկ բաժանման խախտումներ: Վերջինները հիմնականում նկատվել են հասարակածում քրոմոսոմների բաշխման և 1-ին ու 2-րդ մեյոտիկ բաժանումներում քրոմոսոմների շարժման ժամանակ (ցրվածություն): Անաֆազայում նկատվել են 1—2 ֆրագմենտներով քրոմոսոմային և քրոմատիդային կամրջակներ, իլիկի շրջանում՝ հետ մնացած քրոմոսոմներ:

Չեւզորոված փոշեհատիկները մի կորիզանի են, ցիտոպլազմայի աննշան քանակութեամբ, կնճռոտոված: Նրանց մեջ գամետոգենեզ չի իրականանում:

Կատարված հետազոտությունների հիման վրա կարելի է ենթադրել, որ հիբրիդային ծագումը հանդիսանում է բույսի միկրոսպորոգենեզի ժամանակ խանգարումների առաջացման պատճառը:

#### Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Батыгина Т. Б. ДАН СССР, т. 142, 5, 1962.
2. Батыгина Т. Б., Троицкая Е. А., Алимова Г. К. Ботанический журнал, 12, 1966.
3. Бреславец Л. П. Полиплоидия в природе и опыте, 1963.
4. Вакар Б. А. Изв. АН СССР, сер. биол. 3, 1938.
5. Гулкянн В. О., Оганесян С. Г. Биол. журн. Армении, т. XX, 10, 1967.
6. Костов Д. Тр. ин-та генетики, II, М.—Л., 1937.
7. Левитский Г. А., Бенецкая Г. К. Тр. Всес. съезда по ген., сел., т. II, 1930.
8. Лутков А. Н. Триплоидия как эффективный метод выведения высокопродуктивных сортов. Делег. съезд. Всес. ботан. об-ва, тезисы докл., вып. 1, 1957.
9. Лутков А. Н. Полиплоидия и ее значение у эфиромасличных культур. Тез. докл. на Совещ. по полиплоидии у растений, МОИП, 62—64, 1958.
10. Любимова В. Ф. Вопросы стерильности и пониженной фертильности гибридных растений. Отдал. гибридизация растений. Сельхозгиз, 1960.
11. Мовсесян С. Н., Оганесян Р. А. Биол. журн. Армении, т. XII, 5, 1969.
12. Мюнтцинг А. М. Полиплоидия, ИЛ, М., 1956.
13. Мюнтцинг А. М. Генетика, Изд. «Мир», 1967.
14. Пашук. Цитология, т. X, 3, 1968.
15. Поддубная-Арнольди В. А. ДАН СССР, т. 24, 4, 1939.
16. Поддубная-Арнольди В. А. Общая эмбриология. Изд. «Наука», 1967.
17. Половинкина Е. В. Цитологич. исследован. пшенично-пырейного амфидиплоида. Гибрид. отдал. скрещ. и полиплоиды. Изд. АН СССР, М., 1963.
18. Шевченко В. В. Генетика, т. V, 3, 1969.
19. Хвостова В. В., Проведникова Г. Л. ДАН СССР, т. 138, 1, 1961.
20. Battaglia E. Nuovo giornale Botanico. Italiano novo serie, vol. LIII, 1946.
21. Battaglia E. Caryologia 12, 186—187, 1959.