

Л. Г. КАЗАРЯН, О. А. МНАЦАКАНЯН, К. А. ВАРТАНЯН

ИССЛЕДОВАНИЕ ДВУХЗАРОДЫШЕВОСТИ У МЯГКИХ И ТВЕРДЫХ ПШЕНИЦ

Среди покрытосеменных растений нередко встречается явление полиэмбрионии, представляющее собой конечный результат ряда сложных изменений в развитии генеративной сферы. Потенциальная возможность зародышевого мешка покрытосеменных к образованию большого числа зародышей обусловлена генетической связью ее с гаметогонием голосеменных, для которых полиэмбриония более характерна.

Изучению явления полиэмбрионии у покрытосеменных растений посвящено немало работ [1, 8, 11, 14, 16]. Среди злаковых она описана у пшеницы [3, 17], кукурузы [12—14], ржи [6], ячменя [19] и некоторых дикорастущих представителей [10].

Полиэмбриония покрытосеменных растений может носить как амфимиктический, так и апомиктический характер. В зависимости от характера и путей возникновения добавочные зародыши бывают гаплоидными, диплоидными, полиплоидными [1, 3—7, 9, 14, 20]. В связи с этим изучение явления полиэмбрионии представляет интерес не только с эмбриологической, но и генетической и селекционной точек зрения.

В настоящем исследовании ставилась цель изучить частоту полиэмбрионии у разных сортов мягкой и твердой пшеницы и провести некоторые цитологические исследования растений из двухзародышевых семян.

Материал и методика исследований. Исследование проводили на сортах мягкой (Бенгалензе, Гостианум-0237, Степная-135, Егварди-4, Лютесценс-1163, Безостая-1) и твердых (Южанка, Мелянопус-69, Гордеиформе-1426/7, Аранданы) пшениц. Семена проращивались на влажной фильтровальной бумаге в эмалированных кюветах при комнатной температуре. Отбор полиэмбрионов проводился при длине ростков в 3—4 см. Отделенные друг от друга близнецовые проростки высаживались в отдельные вазоны. Близнецы обозначались одним и тем же номером с добавлением букв «а» — для обозначения большего проростка, «б» — меньшего.

Для определения процента завязываемости семян каждый колос растений-близнецов и контрольных неблизнецовых растений изолировался в фазе колошения, затем подсчитывалось количество завязавшихся зерновок в каждом колосе и на целом растении.

У трех сортов мягкой пшеницы (Бенгалензе, Гостианум-0237, Степная-135) и у твердой пшеницы Гордеиформе-1426/7 проведен анализ качества пыльцы путем определения процента фертильной пыльцы ацетокарминовым методом [15].

Для приготовления препаратов на предметное стекло в каплю ацетокармина встряхивалось содержимое 4-х пыльников из разных цветков средней части колоса. Недоразвитые пыльники изучались целиком после раздавливания их в капле ацетокармина.

Анализ качества пыльцы проведен у 42 пар близнецовых растений по сортам: Гостианум-0237—17 пар, Бенгалензе—12 пар, Степная-135—5 пар, Гордеиформе-1426/7—8 пар.

В качестве контроля использовались неблизнецовые растения каждого сорта. Все рисунки фертильной и стерильной пыльцы сделаны рисовальным аппаратом РА-4 на микроскопе МБИ-3 при объективе 90 и окуляре К10*.

Результаты исследований. Определение частоты возникновения близнецов у различных сортов пшеницы обнаруживает наличие сортовой специфичности у них по этому признаку (табл. 1).

Таблица 1

Частота возникновения близнецовых пар у сортов пшеницы

Сорт	Разновидность	Год проведе- ния опыта	Год репродук- ции семян	Количество пророщенных семян	Обнаружено двухзародыше- вых семян	
					число	%
Т. r. a e s t i v u m						
Бенгалензе	ferrugineum	1967	1966	18600	15	0,080
Бенгалензе	ferrugineum	1968	1967	105000	88	0,083
Гостианум—0237	hostianum	1967	1958, 1965, 1966	85800	68	0,079
Гостианум—0237	hostianum	1968	1967	95500	78	0,082
Степная—135	velutinum	1968	1967	85100	58	0,068
Егварди—4	graecum	1967	1964, 1965	126300	63	0,050
Лютесценс—1163	lutescens	1967	1960, 1961, 1966	143100	59	0,041
Безостая—1	lutescens	1967	1965, 1966	267700	67	0,025
Т. r. d u r u m						
Южанка		1969	1968	23500	36	0,153
Мелянопус—69	melanopus	1969	1968	70500	42	0,059
Гордеиформе—1426/7	hordeiforme	1967	1966	25850	9	0,034
Гордеиформе—1426/7	hordeiforme	1968	1967	89500	23	0,025
Аранданы	apulicum	1967	1966	24400	7	0,028
Аранданы	apulicum	1968	1967	33000	4	0,012

Помимо этого, мягкие пшеницы, за небольшим исключением, проявляют несколько большую склонность к близнецовости, чем твердые. Из общего числа просмотренных по всем сортам мягкой пшеницы 927100 проростков найдено 496 близнецов (0,053%), у твердой пшеницы из 266750 проростков—121 (0,045%).

Почти у всех изученных пар близнецы заметно разнятся между собой: один проросток—«а»—развит лучше, отличается более длинным стебельком и имеет три корешка, другой—«б»—значительно отстает в росте и развивает всего 1—2 корешка. Наблюдающаяся в фазе проростков разница между близнецами в большинстве случаев сохраняется и на следующих стадиях онтогенеза.

Анализ 386 близнецовых растений на семяобразование показывает, что завязываемость большей части растений (84,97%) колеблется в пределах от 51 до 100% (табл. 2), у 10,10% растений—в пределах от 1 до 50%, а 19 растений (4,92%) оказались совершенно стерильными. Все стерильные растения являются «б» компонентами близнецовых пар. По-

Таблица 2

Завязываемость семян у близнецовых растений пшеницы

Сорт	Количество растений	Семяобразование у растений. %				
		0	1—20	21—50	51—70	71—100
T r. a e s t i v u m						
Бенгале нзе						
„а“ компонент	32	0	0	3	12	17
„б“ компонент	32	2	0	2	7	21
Контроль	32	0	0	3	8	21
Гостианум—0237						
„а“ компонент	44	0	1	2	3	38
„б“ компонент	44	5	3	4	10	22
Контроль	42	0	0	0	4	38
Степная—135						
„а“ компонент	38	0	0	3	9	26
„б“ компонент	38	5	1	8	3	21
Контроль	34	1	0	1	6	26
Егварди—4						
„а“ компонент	34	0	0	1	4	29
„б“ компонент	27	0	1	1	7	18
Контроль	27	0	0	1	1	25
Безостая—1						
„а“ компонент	24	0	1	1	4	18
„б“ компонент	21	1	1	0	4	15
Контроль	25	0	0	0	0	25
T r. d u r u m						
Гордеиформе—1426/7						
„а“ компонент	22	0	1	1	3	17
„б“ компонент	22	5	2	2	4	9
Контроль	21	0	0	2	4	15
Аранданы						
„а“ компонент	4	0	0	0	2	2
„б“ компонент	4	1	0	0	1	2
Контроль	4	0	0	0	0	4

мощности развития они резко отличаются как от контрольных растений, так и от растений «а» компонентов и характеризуются низкорослостью, шуплостью колосьев и мелкими, недоразвитыми, пленчатыми пыльника ми, прижатыми к основанию цветка.

Микроскопический анализ качества пыльцы, проведенный у 42 пар близнецовых растений, показывает, что фертильность пыльцы всех растений «а» компонентов и 83,3% растений «б» компонентов не отличается от контрольной и колеблется в пределах 90,5—97,3% (табл. 3).

У 16,7% растений компонента «б» обнаружена мужская стерильность. Среди компонентов «а» не обнаружено ни одного стерильного растения.

Таблица 3

Качественный анализ пыльцы у близнецовых растений пшеницы

Сорт	Количество исследованных близнецовых пар	Количество растений со стерильной пыльцой		Количество растений со стерильной пыльцой среди растений «б», %	Фертильность пыльцы, %		
		«а»	«б»		у контрольных растений	у растений компонента «а»	у фертильных растений компонента «б»
Бенгалензе	12	—	2	16,7	93,91	90,52	95,99
Гостинанум—0237	17	—	3	17,6	94,87	93,53	93,01
Степная—135	5	—	—	—	97,32	96,26	96,18
Гордеиформе—1426/7 . .	8	—	2	25,0	97,03	97,19	94,30

Известно, что при окраске ацетокармином спермий и вегетативное ядро фертильной пыльцы интенсивно окрашиваются в красный цвет, а цитоплазма—в розовый. Стерильная пыльца, не содержащая оформленных ядерных элементов или содержащая деформированные ядра, не окрашивается ацетокармином или красится очень слабо. Подсчет процента пыльцевых зерен, содержащих нормальные спермии, от общего числа пыльцевых зерен на всем препарате дает процент фертильной пыльцы.

Изучение препаратов пыльцы с контрольных растений, с растений «а» компонентов и 83,3% растений «б» компонентов близнецовых пар показывает, что пыльники у них заполнены фертильной пыльцой с ярко-окрашенными спермиями веретеновидной вытянутой или узкосерповидной формы. Возле спермиев располагается круглое вегетативное ядро, окрашенное менее интенсивно. Полость пыльцевого зерна равномерно заполнена гомогенной, слегка вакуолизированной светло-красной плазмой (рис. 1).

Наряду с фертильной пыльцой в пыльниках содержится от 2,7—9,5% стерильной пыльцы, которая мельче фертильной и заполнена сильно вакуолизированной неравномерно окрашенной плазмой, местами значительно отстающей от интины. В пыльце имеется лишь два ядра: крупное круглое вегетативное и маленькое—генеративное, округлой или овально-вытянутой формы (рис. 2). Эти пыльцевые зерна морфологически напоминают двухъядерную стадию развития пыльцы, на основании чего можно заключить, что они представляют собой недоразвитую нормальную пыльцу, прекратившую развитие на двухъядерной стадии гаметогенеза.

Исследование пыльников у стерильных «б» компонентов близнецовых пар, составляющих 16,7% от общего числа растений «б», обнаруживает совершенно иной характер стерильности пыльцы в них.



Рис. 1. Фертильная пыльца пшеницы.

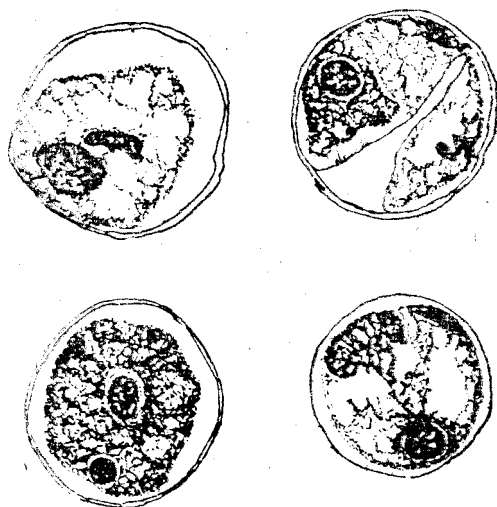


Рис. 2. Недоразвитые пылевые зерна пшеницы.

Часть пыльников недоразвита и лишена пыльцы. Стенки их состоят из 1—2 слоев недифференцированных клеток.

Другая часть пыльников, более крупных по размерам, с дифференцированными на эпидермальный и фибральный слои стенками, содержит очень мелкую, совершенно не окрасившуюся пыльцу. Различаются толстая оболочка пылевого зерна, поры. Содержимое представлено тонким постенным слоем неокрашенной плазмы, в которой можно различить желтые жировые капли. Никаких ядерных элементов в подобных пылевых зернах не обнаружено (рис. 3а).

В тех же пыльниках замечается некоторое количество более крупной пыльцы со светлоокрашенной плазмой, однако без ядерных элементов (рис. 36).

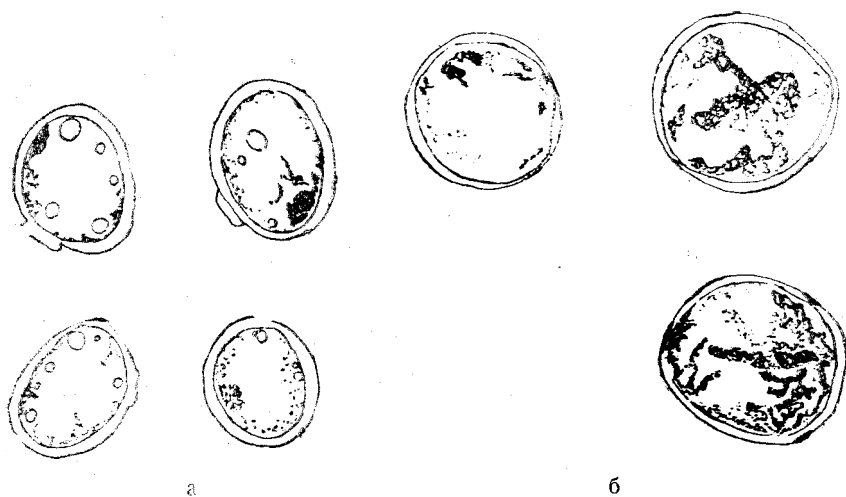


Рис. 3. Стерильная пыльца пшеницы.

В некоторых пыльниках наряду с описанными типами стерильной пыльцы встречаются пыльцевые зерна почти нормальной величины с окрашенным плазменным содержимым и с одним или двумя сильно деформированными ядрами. Стерильность подобной пыльцы также не вызывает сомнения.

Анализ пыльцы во всем колосе у семи растений с мужской стерильностью показал, что в некоторых колосьях цветки 3—4-х нижних колосков содержат фертильную пыльцу, хотя во всех остальных цветках колоса пыльца стерильна. Лишь у трех растений наблюдалась полная мужская стерильность: пыльники во всех цветках колоса были либо недоразвиты и не содержали пыльцы, либо содержали небольшое количество мелкой стерильной пыльцы. Опыление рылец этих цветков фертильной пыльцой того же сорта дало очень низкий процент завязываемости. Из 23 опыленных цветков получено только одно мелкое, сильно сморщенное зерно, что дает основание предположить у этих растений наряду с сильно выраженной мужской стерильностью наличие также и женской.

Сильные нарушения в строении и функционировании генеративных органов у некоторых растений компонентов «б» близнецовых пар делает вероятным предположение о наличии генетических причин, в частности о возможном гаплоидном происхождении этих растений, относительно чего есть некоторые указания также и в литературе [2—5, 7, 18].

Таким образом, среди 1193850 семян мягкой и твердой пшеницы обнаружено 617 двухзародышевых семян, что составляет в среднем 0,05%.

Общая тенденция возникновения полиэмбрионов у сортов мягкой пшеницы, очевидно, несколько выше, чем у твердой.

Среди изученных 386 близнецовых растений обнаружено 19 стериль-

ных, что составляет 4,92%. Все стерильные растения являются вторым «б» компонентом близнецовых пар.

Микроскопический анализ качества пыльцы у 42 пар близнецовых растений мягкой (Гостианум-0237, Бенгалензе, Степная-135) и твердой (Гордеиформе-1426/7) пшениц позволяет прийти к следующим выводам: а) все контрольные растения и растения компонента «а» близнецовых пар, а также 83,3% растений компонента «б» обладают фертильной пыльцой, б) у 16,7% близнецовых пар один компонент («б») обладает мужской стерильностью, имеющей различный характер и степень выражения. в) Из 7 обнаруженных путем микроскопического анализа растений с мужской стерильностью у трех она выражена особенно сильно. У этих растений обнаружена также женская стерильность. Сильные нарушения в генеративной сфере дают основание предположить гаплоидный характер этих растений.

НИИ земледелия МСХ АрмССР,
лаборатория генетики

Поступило 19.XI 1970 г.

Լ. Գ. ՂԱԶԱՐՅԱՆ, Օ. Ա. ՄՆԱՅԱԿԱՆՅԱՆ, Բ. Ա. ՎԱՐԴԱՆՅԱՆ

ԵՐԿՍԱՂՄԱՆԻՈՒԹՅԱՆ ՈՒՍՈՒՄՆԱՍԻՐՈՒԹՅՈՒՆԸ ԿԱՐԾԻ ԵՎ ՓԱՓՈՒԿ ՑՈՐԵՆՆԵՐԻ ՄՈՏ

Ա. մ փ ո փ ու լ մ

Մեր նպատակն է եղիլ ուսումնասիրել երկսաղմանիության հաճախականությունը կարծր և փափուկ ցորենների մոտ, ինչպես նաև երկսաղմանի սերմերից ստացված բույսերի փոշու ֆերտիլության աստիճանը և ստերիլության բնույթը:

Կարծր և փափուկ ցորենների ուսումնասիրված 1193850 սերմերի մեջ հայտնաբերվել են 617 երկսաղմանի սերմեր (0,05%):

Ցորենի տարբեր սորտերի մոտ երկսաղմանի սերմերի առաջացման հաճախականությունը սորտային առանձնահատկությունն է: Փափուկ ցորեններն ունենում են հակված երկսաղմանի սերմեր առաջացնելու, քան կարծրները:

Երկսաղմանի բույսերից 19-ի մոտ (4,36%) հայտնաբերվել է արական ստերիլություն: Բոլոր ստերիլ բույսերը հանդիսանում են երկսաղմանի բույսերի երկրորդ («բ») կոմպոնենտը:

Սաղկափոշու որակի մանրագիտակային ուսումնասիրությունից պարզվեց, որ բոլոր «ա» կոմպոնենտները, ինչպես նաև «բ» կոմպոնենտի բույսերի 83, 3%-ը ունեն ֆերտիլ ծաղկափոշի: «Բ» կոմպոնենտի մնացած 16, 7%-ը (7 բույս) օժտված է տարբեր բնույթի ու աստիճանի արական ստերիլությամբ: Այդ բույսերից 3-ի մոտ ստերիլությունը առանձնապես ուժեղ է արտահայտվել: Նրանց մոտ նկատվում է նաև իգական ստերիլություն:

Երկսաղմանի բույսերի «բ» կոմպոնենտի գեներատիվ սֆերայում հայտնաբերված խախտումները հավանական են դարձնում գենետիկական պատճառների առկայությունը, մասնավորապես, այդ բույսերի հապլոիդ ծագման հնարավորությունը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Добрецова Т. Б., Луткоз А. Н. и Манжос А. М. ДАН СССР, 160, 454, 1965.
2. Ефейкин А. К., Васильев В. И. Тр. по прикл. бот. генет. и сел., II, 9, 39, 1936.
3. Каспарян А. С. ДАН СССР, 20, 1, 1938.
4. Кириллова Г. А. Генетика, 2, 1966.
5. Кириллова Г. А. Исследования по генетике, сб. II, изд. ЛГУ, 1964.
6. Костов Д. ДАН СССР, 24, 5, 1939.
7. Модилевский Я. С. Успехи современной биологии, т. 15, вып. 2, 1942.
8. Модилевский Я. С. Эмбриология покрытосеменных растений, Киев, изд. АН УССР, 1953.
9. Нежевеыко Г. И., Шумный В. К. Генетика, VI, 1, 1970.
10. Овсенов А. М. Природа, 11, 1956.
11. Поддубная-Арнольди В. А. Ботан. журн., 25, 1, 1940.
12. Тихонов С. Кукуруза, 4, 1960.
13. Устинова Е. И. Ботан. журн., 45, 5, 1960.
14. Юдин Б. Ф., Хвостова В. В. Генетика, 4, 1965.
15. Юрцев В. Н. Руководство к лабораторно-практическим занятиям по цитологической и эмбриологической микротехнике. М., 1961.
16. Яковлев М. С. Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. VII, 4, 1957.
17. Яковлев М. С., Снегирев Д. П. Ботан. журн., т. XXXIX, 2, 1954.
18. Poole D. D., Hadney H. H. Heredity, 45, № 6, 1954.
19. Rana K. S. Heredity, v. 57, № 6, 1966.
20. Sehnauf K. Embryologie der Angiospermen. Handb. der Pflanzenanatomic. Berlin 1929.