

## КОНЬЮГАЦИЯ ХРОМОСОМ И РАДИОЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ ИНДУЦИРОВАННЫХ МУТАНТОВ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ

Ж. О. ШАКАРЯН, В. А. АВАКЯН

Изучены особенности мейоза у мутантов и исходных форм пшеницы, семена которых подвергались рентгенооблучению. Установлено, что мутанты по сравнению с исходными сортами более радиочувствительны, что связано с изменением генотипа.

Цитогенетическое изучение индуцированных мутантов растений даст возможность установить генетическую природу тех или иных наследственных изменений, их связь с анеуплоидией, перестройками хромосом или точковыми мутациями [1, 2]. Оно важно также с точки зрения познания тонких механизмов мейоза. Выявление и изучение патологических ситуаций в клетке, при делении ядра, дает определенную информацию об истинных процессах и механизмах, происходящих обычно скрыто [3].

В исследованиях многих авторов показано, что радиочувствительность растений в значительной степени зависит от их генетических особенностей. Так как возникновение мутации приводит к изменению генотипа, то можно предположить, что мутанты по радиочувствительности должны отличаться от исходных форм [4—7].

Установлено, что ход мейоза нарушается у растений межвидовых и межсортовых гибридов, полученных из семян, обработанных физическими и химическими мутагенами [1, 8—11], у гетерозиготных индуцированных и естественных мутантов [2, 6].

Судя по имеющимся литературным данным, работ по изучению цитогенетической природы индуцированных мутантов мягкой озимой пшеницы проводилось немало [1, 2, 10, 12, 13].

Однако мейоз мутантов мягкой пшеницы при повторном облучении, насколько известно нам, не изучен.

В настоящей работе приводятся результаты изучения цитогенетической природы и реакции на повторное облучение индуцированных мутантов мягкой озимой пшеницы по сравнению с исходными сортами.

*Материал и методика.* Объектом исследования служили две константные мутантные линии пшеницы шестого поколения [19]. Мутанты скверхед с красным колосом (кк) и эректоид 37/1 были получены из гибридной комбинации Алты-Агач×Безостая 1. Семена мутантов и исходных сортов облучались рентгеновскими лучами в дозе 10 кр., на рентгенаппарате РУМ-11 при следующих условиях: напряжение 186 кв, сила тока 15 МА, мощность дозы 400 р/мин.

Для цитогенетического анализа в период колошения мутантов и исходных сортов были зафиксированы 5—8 молодых колосьев из каждого варианта в смеси Ньюкомера (6 частей изопропилового спирта, 3—пропионовой кислоты, 1—петролейного эфира, 1—ацетона и 1—дисксана). Материал хранился в фиксаторе при температуре 4°. Характер конъюгации хромосом изучался на временных ацетокарминовых препаратах. Исследовалось 245—300 клеток в метафазе I деления мейоза.

*Результаты и обсуждение.* Анализ мейоза мутантов и исходных сортов в материнских клетках пыльцы (МКП) показал, что в ряде случаев микроспорогенез протекает с некоторыми отклонениями от нормы (табл. 1). Частота клеток с нарушениями в I метафазе составила у исходных сортов 64,0—70,0%, а у мутантов—69,4—72,5%. Как видно из приведенных данных, мутанты в норме (без облучения) по частоте появления нарушенных клеток почти не отличаются от исходных форм. При рентгенооблучении наблюдается достоверное увеличение их, у мутантов составляющее 12,0—22,5, а у исходных форм—17,0—18,5%.

Таблица 1

Частота клеток с нарушениями в I метафазе мейоза

Варианты	Доза, кр	Количество проанализированных клеток	Клетки с нарушениями			
			число	%±M	+	разница с контролем, %
Алты-Агач	К	250	160	64,0±3,02	—	0
	10	281	232	82,5±2,5	4,9	8,5
Безостая 1	К	245	170	70,0±2,9	—	0
	10	268	232	87,0±2,2	4,7	17,0
Скверхед кк	К	303	219	72,5±2,5	—	0
	10	239	227	95,0±1,4	7,4	22,5
Эректоид 37/1	К	257	164	69,4±2,9	—	0
	10	256	208	81,4±2,4	3,2	12,0

Самый высокий процент клеток с нарушениями (95,0) выявлен у мутанта скверхед кк, что выше контроля на 22,5%.

Спектр нарушений в МКП представлен следующими типами: униваленты, мультиваленты и открытые биваленты, а также выброшенные из метафазной пластинки биваленты, гипоклетки, явление цитомиксиса и другие нарушения (рис. 1, 2).

Основные типы эуплоидных и анеуплоидных нарушений представлены в табл. 2.

Следует отметить, что у эуплоидов выявленные нарушения с преобладанием открытых бивалентов и мультивалентов отмечены во всех вариантах опыта. При рентгенооблучении у мутантов наблюдается резкое увеличение количества мультивалентов за счет уменьшения числа открытых бивалентов. Это явление отмечается и у исходного сорта Безостая 1, но оно выражено слабее. Важно подчеркнуть, что явление анеуплоидии (трисомии  $2n=43$ ) обнаружено только у мутантных форм при облучении. При этом относительно большой процент по сравнению с эуплоидными формами у них составляют мультиваленты.

Спектр нарушений в I метафазе мейоза

Варианты	Доза, кр	Эуплоиды				Анеуплоиды			
		количество нарушений	открытые биваленты, %	униваленты, %	мультиваленты, %	количество нарушений	открытые биваленты, %	униваленты, %	мультиваленты, %
Алты-Агач	К	281	56,6	13,8	29,5	—	—	—	—
	10	548	62,0	11,7	26,9	—	—	—	—
Безостая I	К	370	71,0	11,8	17,2	—	—	—	—
	10	539	57,5	5,7	36,8	—	—	—	—
Скверхед кк	К	351	66,5	4,2	29,3	—	—	—	—
	10	438	25,6	3,6	71,0	34,0	23,5	2,8	67,7
Эректоид 37/1	К	300	83,5	10,0	6,5	—	—	—	—
	10	371	52,0	6,7	41,4	72,0	12,5	14,0	73,5

Необходимо отметить, что в I метафазе мейоза в одной клетке одновременно встречаются закрытые кольцеобразные биваленты, открытые палочковидные биваленты, униваленты и мультиваленты. Данные о частоте разных форм мультивалентов приведены в табл. 3, из кото-

Таблица 3

Спектр мультивалентов в I метафазе мейоза

Варианты	Доза, кр	Количество проанализированных клеток	Всего нарушений	Эуплоиды, %							Анеуплоиды, %						
				мультиваленты	триваленты	квадриваленты	пентаваленты	гексаваленты	октаваленты	декаваленты	мультиваленты	триваленты	квадриваленты	пентаваленты	гексаваленты	октаваленты	
Алты-Агач	К	250	281	29,5	1,8	22,4	—	5,3	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	10	281	548	26,5	—	19,4	0,8	5,8	0,5	—	—	—	—	—	—	—	—
Безостая I	К	245	370	17,2	1,0	15,4	—	0,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	10	268	539	36,8	1,5	29,6	—	5,0	0,7	—	—	—	—	—	—	—	—
Скверхед кк	К	303	351	29,3	—	28,4	—	0,7	0,2	—	—	—	—	—	—	—	—
	10	239	438	71,0	3,3	53,8	0,4	8,0	4,2	0,7	67,7	11,7	35,5	8,8	8,8	2,9	—
Эректоид 37/1	К	257	300	6,5	—	5,0	—	1,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	10	256	371	41,4	1,9	31,8	—	7,1	0,3	0,3	71,0	19,5	26,5	5,5	19,5	—	—

рой видно, что с наибольшей частотой встречаются квадриваленты и гексаваленты, причем во всех вариантах. Весь спектр мультивалентов отмечен у мутанта скверхед кк при облучении. Интересно отметить, что декавалентны обнаружены только при повторном облучении мутантов. Как у эуплоидов, так и у анеуплоидов наибольший процент составляют квадривалентны (5,0—53,8), по одному или по два в одной клетке, что свидетельствует о наличии одной или двух независимых транслокаций. Появление пента-, гекса-, окта- и декавалентны является доказательством наличия соответственно двух, трех и четырех зависимых транслокаций.

Цитогенетическое изучение мейоза показало также, что в I метафазе мейоза МКП появляется большое количество бивалентов открытого типа (1—4 в одной клетке), что связано с частотой хиазмобразования и преждевременной их терминализацией. Открытые биваленты чаще всего встречались у контроля эректоидного мутанта 37/1 (83,3%), а мутант скверхед кк в этом отношении занимал промежуточное положение среди исходных сортов. Во всех вариантах, кроме исходного сорта Алты-Агач, при облучении наблюдалось уменьшение числа открытых бивалентов (табл. 4).

Таблица 4  
Количество открытых бивалентов в I метафазе мейоза

Варианты	Доза, кр	Количество про-анализированных клеток	Количество клеток с нарушениями	Количество нарушений	Открытые биваленты в одной клетке, %				
					всего открытых бивалентов	1	2	3	4
Алты-Агач	К	250	160	281	56,6	34,1	20,3	2,2	—
	10	281	232	548	62,0	41,3	17,2	2,7	0,8
Безостая I	К	245	170	370	71,0	17,0	37,5	16,5	—
	10	268	232	539	57,5	15,8	26,7	15,0	—
Скверхед кк	К	303	219	351	66,5	17,5	35,0	14,0	—
	10	239	227	438	25,6	17,3	5,9	1,5	0,9
Эректоид 37/1	К	257	164	300	83,3	30,0	35,3	16,0	2,0
	10	256	208	371	82,0	13,0	36,8	2,2	—

Определение количества открытых бивалентов показывает, что по одному, по два или по три в одной клетке встречается во всех вариантах опыта. Четыре открытых бивалента в одной клетке отмечено в контрольном варианте мутанта эректоид, а также у мутанта скверхед и исходного сорта Алты-Агач при рентгенооблучении. Один открытый бивалент в одной клетке чаще обнаруживался у исходного сорта Алты-Агач и контрольного варианта мутанта эректоид. По частоте встречаемости двух открытых бивалентов в одной клетке выделялись контрольные варианты исходного сорта Безостая I и мутантов, а также облученный вариант мутанта эректоид, трех—исходный сорт Безостая I и контрольные варианты мутантов, четырех—мутант эректоид. Появление мультивалентов говорит о наличии зависимых и независимых транслокаций в гетерозиготном состоянии в I метафазе мейоза.

Однако возникновение мультивалентов необязательно показатель обменов. Уайт, к примеру, считает, что мультиваленты у межвидовых гибридов рода *Triticum* возникают в результате гомологии коротких терминальных сегментов негомологичных хромосом [14]. Уменьшение степени гомологичности за счет мутации, различного рода хромосомных aberrаций приводит, как правило, к нарушению нормальной конъюгации [19]. Появление унивалентов, а также открытых бивалентов некоторые авторы связывают с нарушением конъюгации, с мелкими

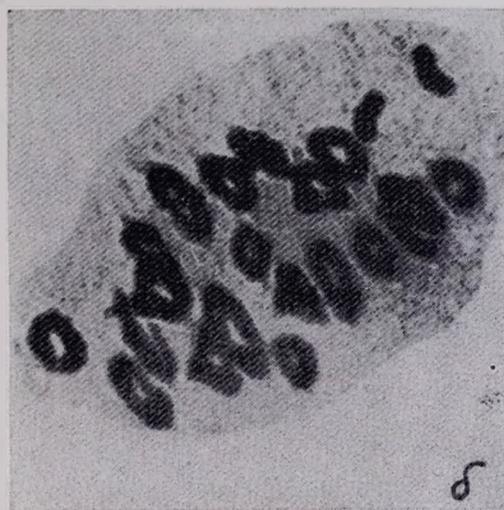
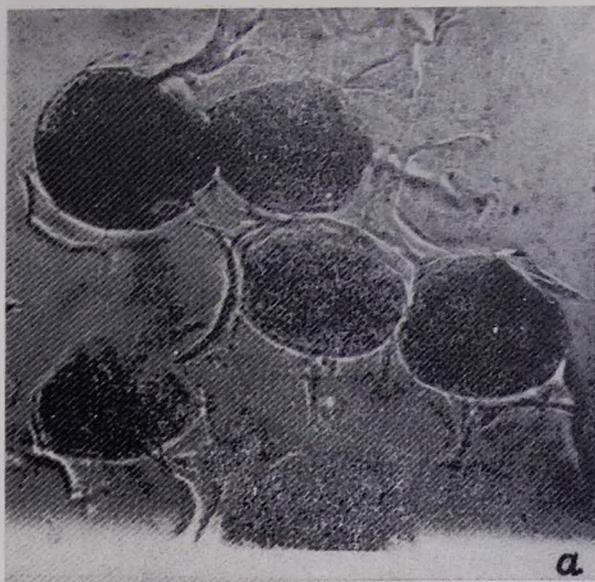


Рис. 1. Метафазы первого деления мейоза с разными нарушениями в МКП мутантов мягкой озимой пшеницы, а) явление цитомиксиса, б)  $2n=42$  (20 бивалентов, 2 унвалента).

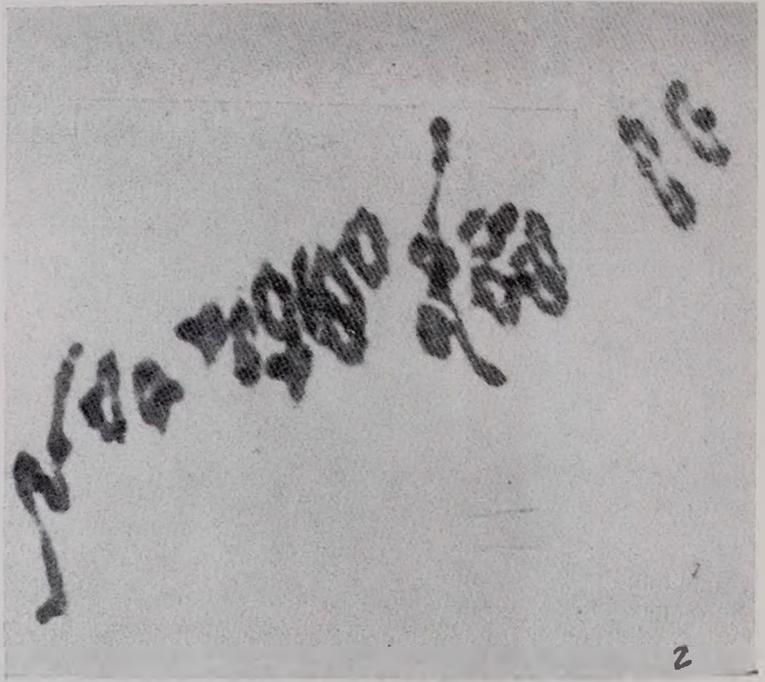
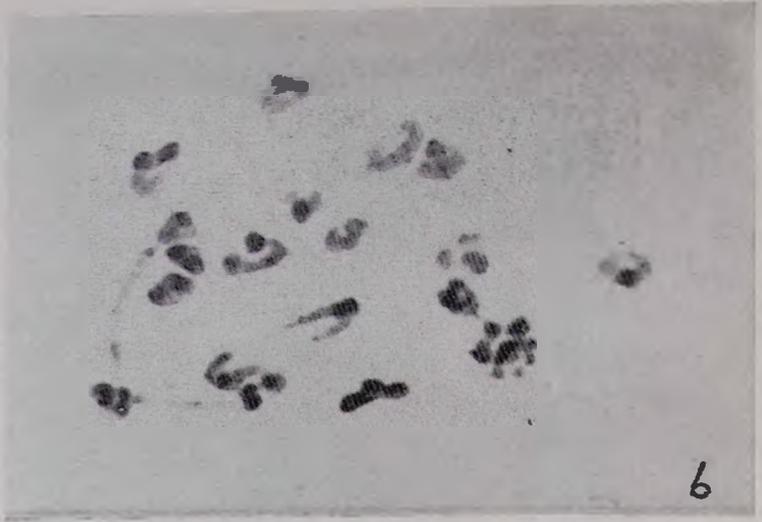


Рис. 2. Метафазы первого деления мейоза с разными нарушениями в МКП мутантов мягкой озимой пшеницы. в)  $2n=42$  (16 бивалентов, 1 квадривалент и 1 гексавалент), г)  $2n=42$  (18 закрытых бивалентов, 1 открытый бивалент и 1 квадривалент).

структурными изменениями типа нехваток, микроинверсий и транслокаций [1, 8, 11, 16].

Изучение цитогенетической природы индуцированных мутантов показывает, что они в основном результаты генных мутаций с рецессивным характером наследования. Можно предположить также, что гены, контролирующие морфологические признаки и определяющие фенотип мутантов, обладают плейотропным эффектом, т. е. в то же время ответственны за радиочувствительность [6, 18]. При возникновении мутации в результате плейотропного действия мутировавших генов, наряду с изменениями морфологических признаков, происходит также нарушение физиологических особенностей клетки, приводящее к изменению чувствительности [17]. Изменение реакции мутантов на облучение показывает, что чувствительность организма к облучению зависит от его генетических особенностей.

Как известно, генетической основой конъюгации хромосом является структурная гомология их, поэтому конъюгация хромосом в мейозе служит критерием их гомологии [20]. При этом даже при отсутствии какого-либо уменьшения в спаривании хромосом гибридов снижается степень их связанности в виде хиазм. Наглядно это выражается в увеличении числа открытых бивалентов, т. е. бивалентов с соединенными лишь на одном конце компонентами, за счет закрытых—с соединенными обоими концами [19].

Таким образом, можно заключить, что основные типы нарушений в I метафазе мейоза, появление унивалентов и мультивалентов, превращение закрытых бивалентов в открытые, обусловлены генетически и связаны с хромосомными перестройками.

Отсутствие существенной разницы между мутантами и исходными формами в частоте и спектре нарушений в I метафазе мейоза дает основание сделать вывод о генной природе возникновения изученных мутантов. Вследствие мутационной изменчивости формируется новый генотип с измененной чувствительностью к радиации.

Институт экспериментальной биологии АН АрмССР

Поступило 30.XI 1977 г.

**ՓԱՓՈՒԿ ԱՇՆԱՆԱՑԱՆ ՅՈՐԵՆԻ ԻՆԴՈՒԿՑՎԱԾ ՄՈՒՏԱՆՏՆԵՐԻ  
ՔՐՈՄՈՍՈՄՆԵՐԻ ԿՈՆՅՈՒԻԱՑԻԱՆ ԵՎ ՌԱԴԻՈՉՈՐՏՎԱԾՆՈՒԹՅՈՒՆԸ**

Ժ. Հ. ՇԱՔԱՐՅԱՆ, Վ. Ա. ԱՎԱԳՅԱՆ

*Մուտանտների և ելակետային ձևերի մեյոզի առաջին մետաֆազայում հաճախականության և սպեկտրի էական տարբերության բացակայությունը հիմք է տալիս ենթադրելու ուսումնասիրվող մուտանտների գենային բնույթը:*

*Մուտանտները ելակետային սորտերի համեմատությամբ աչքի են ընկնում բարձր ռադիոզայնությամբ, որը բացատրվում է գենետիկական փոփոխությամբ:*

## CHROMOSOME CONJUGATION AND RADIOSENSITIVITY OF SOFT WHEAT AUTUMN SEEDING INDUCED MUTANTS

J. H. SHAKARIAN, V. A. AVAKIAN

Peculiarities of meiosis of mutants and basic forms of wheat during irradiation of seeds have been studied. It has been established that the mutants as compared to the basic forms are more radiosensitive and that is related to the change of genotype.

### Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Эйгес Н. С. Генетика, 7, 6, 11, 1971.
2. Морозова И. С. Автореф. канд. дисс., Л., 1976.
3. Кравченко А. Н. Особенности мейоза у пшеницы и ее гибридов, КнИШнев, 1977.
4. Gulln O., Ehrenberg, Blezt S. Agri hort genet, 16, 1-2, 78, 1978.
5. Zamprecht H. Agri hort. genet, 14, 4, 1965.
6. Сидорова К. К., Калинина Н. П., Ужинцева Л. П. Генетика, 5, 4, 5, 1969.
7. Сидорова К. К., Калинина Н. П., Ужинцева Л. П. Генетика, 4, 37, 1967.
8. Мас-Кеу. Hereditas, 40, 65, 1954.
6. Сидорова К. К., Калинина Н. П., Ужинцева Л. П. Генетика, 5, 4, 5, 1969.
10. Эйгес Н. С., Можаяева В. С., Хвастова В. В., Лапченко Г. Д., Изанов Ю. А., Сидорова Н. В. Сб. Практические задачи генетики в сельском хоз-ве, 100, М., 1971.
11. Ячевская Г. Л. Канд. дисс., Новосибирск, 1965.
12. Гончарюк М. М. Автореф. канд. дисс., КнИШнев, 1975.
13. Калинина Н. П., Сидорова К. К. Цитология и генетика, 5, 1, 34, 1971.
14. Шкутина Ф. М. Цитология и генетика мейоза. 298, М., 1975.
15. Груздев А. Д. Цитология и генетика. 184, М., 1975.
16. Соснихина С. П. Генетика, 9, 8, 21, 1973.
17. Родс М. М. Кукуруза и ее улучшение. 92, М., 1957.
19. Авакян В. А., Шакарян Ж. О. Сб. Экспериментальный мутагенез, Ереван, 1977.
19. Левитский Г. А. Пособие по селекции. Под ред. Мейстера Т. К. 117, М., 1936.
20. Чистякова В. И. Генетика, 8, 8, 20, 1972.