

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПРОЦЕССА МИКРОСПОРОГЕНЕЗА
У РАДИОМУТАНТОВ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ

Ж. О. ШАКАРЯН, В. А. АВАҚЯՆ, В. А. АМИРБЕКЯՆ

Исследовался характер нарушений в мейозе у радиомутантов мягкой пшеницы. Показано, что по частоте и характеру нарушений различных стадий мейоза наблюдаются различия как между мутантами, так и между линиями одной фенотипической группы.

Сочетание методов гибридизации и индуцированного мутагенеза весьма перспективно и находит все более широкое применение в экспериментальном мутагенезе с целью получения большого разнообразия форм [4, 11]. Показано, что при индуцированном мутагенезе частота и спектр видимых мутаций зависят от генетических особенностей исходных форм [2—5, 9, 10].

Действуя рентгеновскими лучами на межсортовые гибриды пшеницы, мы получили большое число селекционно-ценных константных мутантных линий с одним или несколькими практически важными признаками [1].

В связи с тем, что константные морфологические радиомутанты на гибридных генотипах пшеницы были получены впервые, представляло интерес изучить цитогенетическую природу их исходя из частоты и характера нарушений в I и II делениях мейоза.

Материал и методика. Цитологическому анализу подвергалось шестое поколение двух фенотипических групп мутантов—цилиндрический колос (ЦК) и компактоны,— а также исходные сорта Алты-Агач, Безостая I и Эритролеукоп 12. Мутанты были получены у межсортовых гибридов Алты-Агач×Безостая I, Эритролеукоп 12×Безостая I и сорта Эритролеукоп 12. Для исследования мейоза в период колошения из каждого варианта были зафиксированы 5—8 молодых колосьев по Ньюкомеру [15]. Фазы мейоза изучали на временных давленных ацетокарминовых препаратах. Исследовали 250—1000 клеток метафаз и анафаз I и II делений, а также 600—39000 микроспор I и II телофазы мейоза.

В MI мейоза в материнских клетках пыльцы (МКП) учитывали количество и характер конъюгации хромосом, в I и II анафазе—нарушения расхождений хромосом, в I и II телофазах мейоза—количество микроядер в микроспорах и прочие нарушения. Данные были подвергнуты статистической обработке по методике, описанной Плахинским [8].

Результаты и обсуждение. Результаты исследования показали, что у изученных константных мутантов типа «цилиндрический колос» и «компактоид» наблюдается разница в частоте нарушений в МКП по ста-

диям мейоза. Она более наглядно выражена в первой метафазе мейоза. Надо отметить, что по количеству нарушений по стадиям мейоза наблюдается различие как между фенотипическими группами, так и между линиями внутри одной фенотипической группы, а также по сравнению с исходными сортами. Частота нарушений в МI и АI мейоза выше у мутантной группы ЦК (рис. 1 а и б). Она достигает максимума

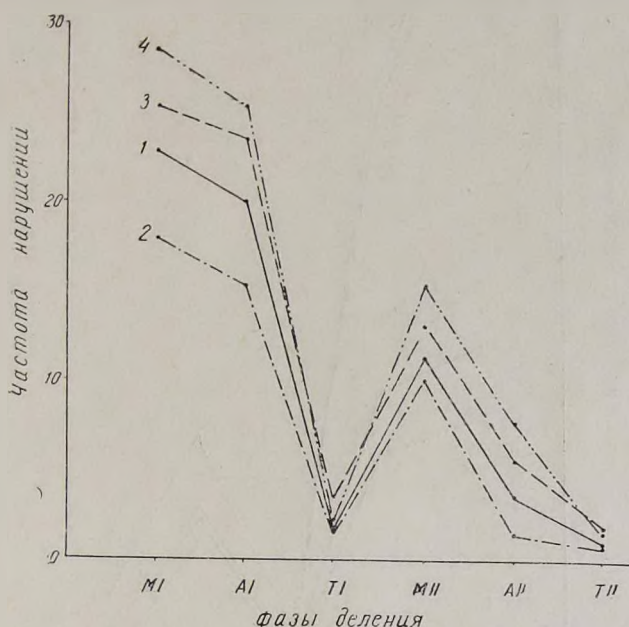


Рис. 1. а. Частота нарушений в микроспорогенезе у мутантов и исходных сортов:

————— Алты-Агач, — · — · — · — Беззастя 1, — — — — ЦК низкорослый № 1, · · · · · ЦК высокорослый.

у мутантной линии № 17—145 (рис. 1 б). Как у исходных сортов, так и у мутантов частота нарушений начинает резко снижаться к концу I деления мейоза (в диадах), а с MII—она снова повышается. Во второй анафазе мейоза наблюдается снижение частоты аномальных клеток, до минимума к завершению мейоза (тетрадах). Во всех случаях у мутантных линий частота нарушений оказывается выше по сравнению с исходными сортами. У компактоидов кривые нарушений выглядят несколько иначе. Так, у компактоида № 56 гибридного происхождения частота нарушений ниже по сравнению с родительскими формами, а в АI она занимает промежуточное положение (рис. 2 а). У компактоидов сортового происхождения наблюдается несколько иная картина (рис. 2 б). Здесь по частоте нарушений в МI мейоза исходный сорт занимает промежуточное положение, а в АI мейоза нарушений меньше, чем у мутантных линий. Остальные стадии у компактоидов выглядят так, как у мутантной группы ЦК, кроме MII мейоза у мутанта № 56, который по частоте нарушений занимает промежуточное положение.

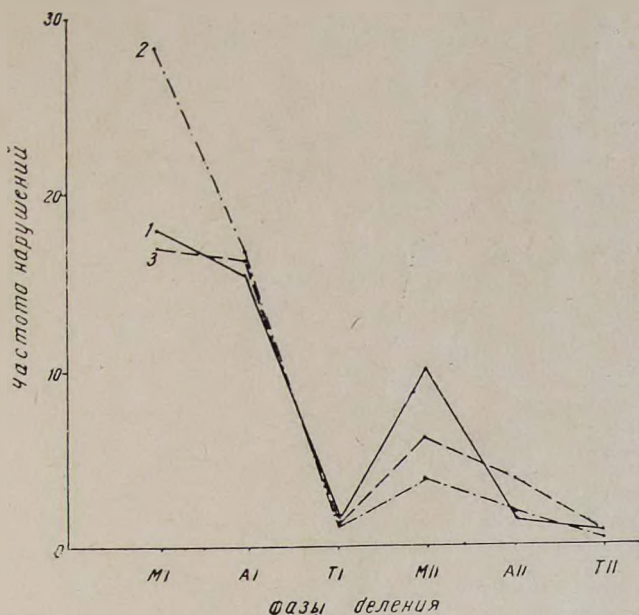


Рис. 2. а. Частота нарушений в микроспорогенезе у мутантов и исходных сортов:

————— Безостая 1, - - - - - Эритролеукоп 12, — · — · — · — Компакт-тонд № 56.

Таблица I

Конъюгация хромосом в MI мейоза у индуцированных мутантов мягкой пшеницы

Фенотипические группы мутантов и исходные сорта	№ линий	Из них, %			Проанализированные клетки
		униваленты	мультиваленты	открытые биваленты	
ЦК низкорослый	1	12,2±1,6	13,2±1,7	60,1±2,4	385
ЦК высокорослый	4	18,4±1,7	10,0±1,0	73,3±2,4	515
ЦК высокорослый	17—145	11,2±1,7	47,8±2,7	63,3±3,4	330
ЦК высокорослый	20—148	20,7±1,7	33,7±2,0	66,0±2,8	525
ЦК опушенный	8	25,0±2,5	30,3±2,6	72,6±4,1	300
Компактонды	56	16,9±1,7	—	71,2±3,3	448
Компактонды	167	6,3±1,1	16,6±1,7	23,6±1,1	432
Компактонды	170	4,6±1,0	26,3±2,1	75,0±3,6	433
Алты-Агач	—	4,4±1,2	18,4±2,4	33,2±2,5	250
Безостая 1	—	6,1±1,5	11,8±2,0	42,8±3,1	245
Эритролеукоп 12	—	9,6±2,1	1,8±2,1	68,4±3,7	330

Разнообразием мультивалентов отличается мутантная линия № 8 (опушенный колос), где в одной клетке встречаются или 2 квадριвалента, или 1 гекса- и 1 квадριвалент, или же сразу и гекса-, и три-, и униваленты вместе.

Сравнивая среднюю формулу (табл. 2) конъюгации хромосом у разных мутантных линий, можно заключить, что у всех мутантных



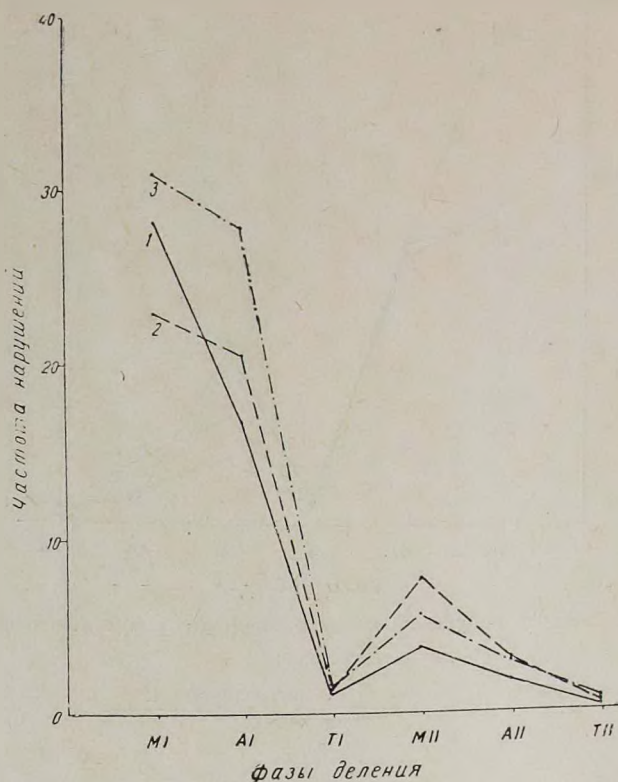


Рис. 2. б. Частота нарушений в микроспорогенезе у мутантов и исходных сортов

————— Эритролеукоп 12, - - - - - Компактоид № 167,
 - · - · - · - · - · - · Компактоид № 170,

форм, кроме цилиндрического колоса № 1-157 и компактоида № 56, среди мультивалентов преобладают квадриваленты, число которых достигает максимума у мутантных линий № 2-158 и № 17-145, в среднем составляя на одну МКП 0,4—0,5 соответственно.

Следует отметить, что самый большой процент составляют открытые биваленты. Клетки с унивалентами и открытыми бивалентами чаще всего встречаются у мутантных линий № 1-157 и № 8 (табл. 1).

Характер выявленных нарушений мейоза у мутантов и исходных сортов свидетельствует о том, что структурные нарушения хромосом появляются за счет инактивации гена хромосомы 5В, регулирующего бивалентную конъюгацию у пшеницы, а также из-за мелких структурных изменений типа нехваток, транслокаций, нарушений в образовании и терминализации хиазм [12—14, 16—19]. Следствием нарушений мейотического деления (особенно MI мейоза) у отдельных линий мутантов (№ 20—148 и № 4) является появление анеуплоидии. Наши наблюдения выявили среди мутантных линий фенотипической группы ЦК

Средние формулы конъюгации хромосом в МI мейоза у мутантов мягкой пшеницы

Фенотипические группы мутантов и исходные сорта	№ линии		Средняя формула на 1 МКП					
			I	II	III	IV	V	VI
Цилиндрический колос, низкорослый	1	385	0,27	19,7	—	0,13	—	—
ЦК высокорослый	4	515	0,3	20,6	0,07	0,02	—	—
ЦК высокорослый	17—145	339	0,2	20,4	—	0,5	—	—
ЦК высокорослый	20—145	525	0,6	20,7	0,38	0,03	—	—
ЦК опушенный	8	300	0,6	19,7	0,07	0,3	0,06	0,05
Компактотды	56	448	0,3	20,5	—	—	—	—
Компактотды	167	432	0,1	10,4	—	0,2	—	0,03
Компактотды	170	433	0,01	21,8	—	0,3	—	—
Алты-Агач	—	259	0,05	13,3	0,01	0,1	—	0,02
Безостая I	—	245	0,1	14,5	0,01	0,1	—	—
Эриролеукоп 12	—	330	0,2	19,7	0,02	0,2	—	0,01

миксоплоидные растения: моносомки ($2n=41$) и трисомки ($2n=43$). У всех мутантных линий этой группы мейоз осуществлялся при большей частоте нарушений, чем у другой фенотипической группы.

Наряду с унивалентами и мультивалентами ассоциациями изредка встречается и изохромосома в виде колечек, что является следствием конъюгации гомологичных плеч друг с другом. Встречаются также гипоклетки у мутантных линий, имеющих анеуплоидные клетки; надо полагать, что это связано с миксоплоидным изменением числа хромосом.

В наших опытах иногда отмечалось явление цитомиксиса—выход части ядерного материала из МКП и его переход в цитоплазму соседнего гаметоцита (интрузия хроматина). Хроматин, попавший в МКП извне, может в последующих стадиях мейоза подвергнуться лизису или просуществовать в клетке донора до тетрад. Такое явление отмечалось другими авторами. Цитомиксис также является источником возникновения анеуплоидных микроспор [6, 7].

Изучение поведения хромосом в I и II анафазах мейоза показало, что количество нарушений в МКП снижается по сравнению с МI мейоза (табл. 3). У всех мутантных форм наблюдается запаздывание терминализации хиазм в МКП первой анафазы мейоза, которое как по частоте встречаемости (25,8%), так и по количеству в одной клетке (1—4) достигает максимума у мутантной линии № 17-145. Обнаружено также отставание хромосом I и II анафаз и бивалентов на экваторе в I анафазе мейоза. Отставание хромосом чаще всего наблюдалось у исходного сорта Безостая I (25,0%) в AI и у мутантной формы № 1 (7,0%) в AII мейоза.

Подсчет числа хромосом в AI и II мейоза показал также, что помимо правильного расхождения хромосом имеют место и нарушения. К одному из полюсов отходят 23, к другому—19, или же 20 и 22 хромосомы. Нерасхождение хромосом чаще всего обнаруживается у мутантных форм, оно выраженнее у мутантных линий 20—148 (10,4%). В анафа-

Расхождение хромосом в I и II анафазах мейоза у индуцированных мутантов мягкой пшеницы

Таблица 3

Фенотипические группы мутантов и исходные сорта	№ линии	Проанализированные клетки							Проанализированные клетки						
		Анафаза I		Анафаза II		Типы нарушений			Типы нарушений			Типы нарушений			
		отстающие хромосомы	биваленты	расхождение 20-22	расхождение 19+23	задержавшиеся хиазмы	фрагменты	всего нарушений	отстающие хро- мосомы	мосты	фрагменты	всего нарушений	асинхронное деление		
ЦК пиякорослый	1	325	9,2	—	4,0	—	11,3	—	24,6	670	7,0	7,0	—	7,7	5,6
ЦК выеокорослый	4	350	9,7	—	4,2	—	12,8	1,4	30,0	930	6,6	0,6	0,9	8,2	4,9
ЦК выеокорослый	17	290	11,1	1,0	6,8	1,7	25,8	—	48,2	630	5,1	—	—	5,1	3,3
ЦК выеокорослый	20/148	240	15,4	—	10,4	—	22,5	—	18,3	890	6,8	—	0,6	7,5	5,6
ЦК Опушанный	8	327	22,0	—	6,7	—	30,8	—	49,5	500	3,5	0,3	—	3,8	2,8
Компак оид	56	285	4,2	1,4	3,1	—	25,2	—	34,0	800	5,1	0,5	—	5,6	3,7
Компак оид	167	431	15,5	0,6	2,7	—	6,0	1,4	25,5	800	3,6	0,7	—	4,3	3,1
Компак оид	170	252	15,8	0,7	3,9	—	21,4	—	42,0	615	3,5	0,4	0,4	4,0	2,6
Алты-Атач	—	150	9,3	—	2,0	—	16,6	—	28,0	1100	4,6	1,3	—	5,7	3,6
Безостя 1	—	182	25,0	0,5	—	—	4,9	—	30,2	456	3,3	0,8	—	4,6	4,5
Эрит, олеукон 12	—	373	13,4	0,5	0,8	—	6,7	—	32,1	880	2,0	—	—	2,8	2,9

Таблица 4

Анализ мейоза на стадиях днад и тетрад у индуцированных мутантов мягкой озимой пшеницы

Фенотипические группы мутантов и исходные сорта	№ линий	Д и а д ы				Т е т р а д ы					
		проанализирован- ные днады	проанализированные клетки				проанализирован- ные тетрады	проанализированные клетки			
			всего	с наруше- ниями	с микро- ядрами	прочие на- рушения		всего	с наруше- ниями	с микро- ядрами	прочие нарушения
ЦК низкорослый	1	870	1740	3,5±0,4	3,5	—	520	2040	1,8±0,2	1,8	—
ЦК высокорослый	4	860	1720	2,2±0,3	2,1	0,1	984	3936	1,6±0,2	1,6	—
ЦК высокорослый	17/145	650	1300	2,3±0,4	2,3	—	532	2128	1,3±0,2	1,3	—
ЦК высокорослый	20/148	353	706	3,9±0,7	3,7	0,2	490	1960	3,3±0,3	3,1	0,2
ЦК опушенный	8	300	600	1,6±0,5	1,5	—	520	2080	0,9±0,2	0,9	—
Компактоид	56	400	800	1,3±0,4	1,3	—	600	2400	0,8±0,2	0,8	—
Компактоид	167	610	1220	1,4±0,3	1,4	—	620	2480	0,5±0,1	0,5	—
Компактоид	170	362	724	1,6±0,4	1,6	—	630	2520	0,8±0,2	0,8	—
Алты-Агач	—	650	1300	1,5±0,3	1,5	—	450	1800	0,9±0,2	0,9	—
Безостая 1	—	463	926	1,7±0,2	1,7	—	520	2080	0,8±0,2	0,8	—
Эритролеукон 12	—	800	1600	1,1±0,2	1,1	—	510	2040	0,3±0,1	0,3	—

зе первого и второго делений мейоза в МКП встречаются ацентрические фрагменты, которые рассматриваются как следствие гетерозиготности по инверсии или результат разрыва хромосом [14].

Как в первом, так и особенно во втором делении мейоза наблюдается асинхронное деление. Это касается в основном мутантных форм, в частности мутантных линий № 1 и № 20-148 (5,6%).

В I и II мейоза (табл. 4) основным типом нарушений считается наличие микроядра (1—2 в одной клетке), но встречаются также пентады, отстающие хромосомы, фрагменты. Чаще всего микроядра обнаруживаются у мутантной формы № 20-148 (ЦК), в диадах—3,7%, в тетрадах—3,3%. Надо отметить, что по сравнению с другими стадиями самая низкая частота нарушений наблюдается в I и II телофазах мейоза, как у мутантов, так и у исходных сортов (в тетрадах оно снижается до 0,8% у исходного сорта Безостая I).

На основании анализа конъюгации хромосом у компактоидных и цилиндрических мутантных групп с высоким процентом нормальных тетрад можно предположить, что в данном случае имеет место незначительное изменение структуры гено типа.

В заключение надо отметить, что у мутантных линий нарушения в мейозе имеют структурную природу и являются результатом гетерозиготных транслокаций, а низкая частота к концу мейоза свидетельствует о генной регуляции процесса мейоза. Именно поэтому стабилизация морфологических признаков в процессе отбора приводит к одновременной постепенной стабилизации мейоза.

Институт экспериментальной биологии
АН АрмССР

Поступило 16.VII 1979 г

ՓԱՓՈՒԿ ՅՈՐԵՆԻ ՌԱԴԻՈՄՈՒՏԱՏՆԵՐԻ ՄԻԿՐՈՍՊՈՐՏԵՆՆԶԻ ՈՐՈՇ ԱՌԱՆՁԱՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ՄԱՍԻՆ

Ժ. Հ. ՇԱՔԱՐՅԱՆ, Վ. Ա. ԱՎԱԳՅԱՆ, Վ. Ա. ԱՄԻՐԲԵՅԱՆ

Ուսումնասիրվել է հիբրիդիզացման և ինդուկցված մուտացիոնիզմի մեթոդների հետ համատեղ օգտագործման միջոցով փափուկ ցորենից ստացված ռադիոմուտանտների մեյոզում խախտումների բնույթը:

Շույց է տրվում, որ մեյոզում խախտումների հաճախականությամբ և բնույթով մուտանտները զգալիորեն տարբերվում են ելակետային ձևերից: Մեյոզի տարբեր փուլերում խախտումների հաճախականության տարբերություններ գիտվում են ինչպես մուտանտների միջև, այնպես էլ միևնույն ֆենոտիպիկ խմբի տարբեր զծերի միջև:

Կարելի է ենթադրել, որ մուտանտ զծերի մոտ մեյոզում խախտումները ունեն կառուցվածքային բնույթ և հետևանք են հետերոզիգոտ տրանսլոկացիաների: Իսկ նորմալ տեսրագների բարձր տոկոսը վկայում է մեյոզը կարգավորող գենային վերահսկողության մասին:

SOME PECULIARITIES OF MICROSPOROGENESIS OF SOFT WHEAT RADIOMUTANTS

J. O. SHAKARIAN, V. A. AVAKIAN, V. A. AMIRBEKIAN

The nature of reformations during the meiosis of soft wheat radio-mutants obtained by combined usage of hybridization and induced mutagenesis has been studied. It has been shown that by the character of reformation in meiosis mutants considerably differ from initial sorts.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Авакян В. А. Сб. Мутагенез растений. 1, 14—21, Ереван, 1971.
2. Ауэрбах Ш. Генетика, 7, 3—11, 1966.
3. Авакян В. А., Шакарян Ж. О., Акопян А. Э. Сб. Экспериментальный мутагенез, 4, 25—29, Ереван, 1978.
4. Дубинин Н. П. Генетика, 5, 8, 5—19, 1969.
5. Енкен В. Б. В сб. Радиация и селекция растений. 50—59, М., 1965.
6. Козловская В. Ф. Автореф. канд. дисс., 1972.
7. Козловская В. Ф., Хвостова В. В., Бережной П. П. Генетика, 12, 6, 5, 1976.
8. Палахинский Н. А. Руководство по биометрии для зоотехников. М., 1969.
9. Сидорова К. К. Специфичность химического мутагенеза. 204, М., 1968.
10. Хвостова В. В. Современные проблемы радиационной генетики. 302, М., 1969.
11. Шкварников П. К. Цитология и генетика, 4, 2, 1970.
12. Howard H. W. J. Agric Sci, 38, 1943.
13. Klein H. M. Genetica, 40, 4, 1969.
14. Lewis K. R., John B. J. Chromosoma, 18, 287, 1966.
15. Newcomer E. U. Fluid science, 118, 3058, 101, 1953.
16. Okamoto M. Hereditas, 2, 409, 417, 1966.
17. Riley R., Charman V. Nature, 203, 156, 1964.
18. Sinha S. S. N., Godward M. B. E. Cytologia, 34, 1, 1969.
19. Sudhakaran J. V. Cytologia, 36, 1, 1971.