

ПРОЦЕСС ФОРМИРОВАНИЯ МИКРОСПОР ПРИ
РЕНТГЕНОБЛУЧЕНИИ У МУТАНТОВ МЯГКОЙ
ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ

Ж. О. ШАКАРЯН

Изучены процессы микроспорогенеза и фертильность пыльцы у морфологических мутантов мягкой озимой пшеницы и исходных сортов при рентгенооблучении.

В частоте нарушений микроспорогенеза и в фертильности пыльцы в норме существенных различий между мутантами и исходными сортами не обнаружено. Чувствительность микроспорогенеза к рентгеновским лучам у мутантов по сравнению с исходными сортами выше.

Исследование цитогенетической природы индуцированных мутантов мягкой пшеницы, а также фертильности пыльцевых зерен у этих мутантов представляет значительный интерес, поскольку, как известно, к числу причин образования стерильных пыльцевых зерен относятся нарушение хода мейоза, случайное распределение хромосом между полюсами и образование микроядер в I и II телофазе мейоза [3, 6, 9—11, 15, 18—21].

Цель настоящей работы состояла в изучении цитогенетической природы индуцированных мутантов мягкой озимой пшеницы в сравнении с исходными сортами при рентгенооблучении в дозе 10 кр. Одновременно мы пытались выявить связь между частотой нарушений в I и II телофазе мейоза с фертильностью пыльцевых зерен.

Материал и методика. Материал и методика цитогенетического анализа мейоза изложены в предыдущей работе [14]. Критерием нарушений в мейозе служило число микроядер в днадах и тетрадах, так как известно, что часть хромосомных нарушений, обнаруженных на более ранних стадиях мейоза, не доходит до микроспор тетрады. Днады и тетрады исследовались на давленных ацетокарминовых препаратах. Из каждого варианта проанализировано не менее 10 растений; у каждого растения подсчитано 100—370 клеток в I и II телофазах мейоза. Проводился также учет количества и фертильности пыльцевых зерен по ранее описанной методике [1]. За abortивную пыльцу принимались пустые безъядерные пыльцевые зерна. Исследовалось по 3—6 пыльников на растение и подсчитывалось всего 600 пыльцевых зерен в каждом варианте.

Результаты и обсуждение. В предыдущих сообщениях приводились результаты изучения I и II метафазы и анафазы мейоза в материнских клетках пыльцы (МКП) у исследуемых мутантов и исходных сортов при рентгенооблучении в дозе 10 кр [2, 14]. Было показано, что по числу нарушенных клеток в каждой из изученных стадий мейоза мутанты

почти не отличаются от исходных сортов, а при рентгенооблучении наблюдается достоверное увеличение частоты появления таких клеток. При этом во втором делении мейоза по сравнению с первым происходит уменьшение частоты аномалии.

В настоящей работе представлены данные об отклонениях в поведении хромосом на стадиях диады и тетрады и в формировании микроспор. По частоте нарушений мутантные формы незначительно отличаются от исходных сортов (табл. 1). При рентгенооблучении достовер-

Таблица 1
Частота нарушений в мейозе на стадии диад

Варианты	Доза, кр	Количество просмотренных диад	Проанализировано клеток			
			всего	с нарушениями		
				число	% $\pm m$	t. diff
Алты-Агач	К	650	1300	20	1,5 \pm 0,36	—
	10	600	1200	36	3,0 \pm 0,5	2,5
Безостая 1	К	448	896	32	3,5 \pm 0,6	—
	10	540	1080	53	4,9 \pm 0,6	1,8
Скверхед кк	К	1546	3092	47	1,5 \pm 0,2	—
	10	550	1100	58	5,26 \pm 0,6	5,4
Эректоид 37/1	К	565	1130	15	1,3 \pm 0,3	—
	10	435	870	27	3,1 \pm 0,5	3,0

ное увеличение частоты появления аномальных клеток наблюдается у мутантов, особенно у мутанта Скверхед красный колос (кк)—5,26%, а также у исходного сорта Безостая 1. Мутантная форма Эректоид 37/1 по этому показателю занимает промежуточное положение.

Спектр нарушений в МКП на стадии диад представлен в основном микроядрами, а также отстающими хромосомами и фрагментами (табл. 2). Частота клеток с отстающими хромосомами и фрагментами значительно ниже, чем с микроядрами. Очевидно, большая часть отстающих

Таблица 2
Спектр нарушений на стадии диад

Варианты	Доза, кр	Нарушения		Микроядра, %			Отстающие хромосомы, %	Фрагменты, %
		число	%	1	2	всего		
Алты-Агач	К	20	1,5	1,35	0,15	1,5	—	—
	10	38	3,2	2,6	0,4	3,0	—	0,2
Безостая 1	К	32	1,7	1,5	0,2	1,7	—	—
	10	72	5,1	3,3	0,5	3,8	1,1	0,2
Скверхед кк	К	51	1,65	1,4	0,13	1,5	0,09	0,03
	10	63	5,7	4,45	0,81	5,26	0,44	—
Эректоид 37/1	К	17	1,3	1,06	0,08	1,13	0,08	0,08
	10	30	3,4	2,9	0,2	3,1	0,2	0,1

и дезориентированных хромосом успевает включиться в телофазное ядро до окончания формирования клеточной перегородки. У мутантных форм спектр нарушений значительно шире, чем у исходных.

При рентгенооблучении происходит увеличение числа отдельных типов нарушений; при этом количество клеток с микроядрами увеличивается в два раза и более. Самый высокий процент микроядер отмечался у облученного варианта Скверхед кк [11, 24]. Как у мутантов, так и у исходных сортов преобладают клетки с одним микроядром и отчетливо видно влияние облучения.

Анализ полученных данных показывает, что частота нарушений к концу мейоза (стадия тетрад) уменьшается по сравнению с диадами более чем в 1,6 раза (табл. 3). На стадии тетрад она варьирует в пре-

Таблица 2

Частота нарушений в мейозе на стадии тетрад

Варианты	Доза, кр	Количество просмотренных тетрад	Проанализировано клеток			
			всего	с нарушениями		
				число	$\% \pm m$	t. diff
Алты-Агач	К	450	1800	21	$1,2 \pm 0,2$	—
	10	560	2240	71	$3,2 \pm 0,3$	5,0
Безостая I	К	526	2104	24	$1,1 \pm 0,2$	—
	10	715	2860	54	$1,9 \pm 0,2$	2,3
Скверхед кк	К	920	3680	40	$1,1 \pm 0,1$	—
	10	550	2200	43	$2,0 \pm 0,3$	3,0
Эректоид 37,1	К	515	2060	20	$0,9 \pm 0,2$	—
	10	680	2720	90	$3,6 \pm 0,3$	4,4

делах 0,98—1,2%, т. е. значительно ниже, чем на остальных стадиях. Мутантные формы по этому показателю, незначительно отличаются от исходных сортов. Рентгенооблучение приводит к достоверному увеличению частоты нарушений у мутантов и исходного сорта Алты-Агач.

Основной аномалией тетрад являются микроядра, но, кроме того, обнаруживаются пентады и фрагменты (табл. 4). Пентады отмечены у мутанта Эректоид 37/1 и у исходного сорта Безостая I. Следует отметить, что именно в этих вариантах нами отмечено повышение частоты появления отстающих хромосом и бивалентов в А1 мейоза, которые, как известно, приводят к появлению полиад и микроядер в конце мейоза. Такая корреляция отмечена и другими авторами [2, 9, 15, 26].

Вследствие хромосомных нарушений и образования пентад, наряду с мелкой пылью, появляются пылевые зерна очень больших размеров [9], что отмечено и нами. По сравнению с исходными сортами более чувствительным оказался эректоидный мутант 37/1, у которого самый большой процент нарушений [3, 8]. На этой стадии, как и в Т1, преобладает одно микроядро. При облучении этот тип нарушений закономерно увеличивается. Если сравнить частоту тетрад с микроядра-

Спектр нарушений на стадии тетрад

Варианты	Доза, кр	Нарушения		Микроядра			Пентады, %	Фрагменты, %
		число	%	1	2	всего		
Алты-Агач	К	21	1,20	1,0	0,2	1,20	—	—
	10	71	3,2	2,6	0,6	3,2	—	—
Безостая 1	К	24	1,15	0,94	0,21	1,15	—	—
	10	62	2,2	1,7	0,25	1,9	0,05	0,2
Скверхед кк	К	40	1,1	0,88	0,22	1,1	—	—
	10	45	2,04	1,7	0,3	2,0	—	0,04
Эректоид 37/1	К	24	1,16	0,83	0,15	0,98	—	0,18
	10	95	3,8	3,3	0,3	3,6	0,09	0,11

ми при рентгенооблучении с количеством дпад. то обнаруживается интересное явление. У мутанта Скверхед кк и сорта Безостая 1 отмечается уменьшение частоты этих нарушений (табл. 1 и 3), а мутант Эректоид 37/1 и исходный сорт Алты-Агач в этом отношении не подвергаются изменениям.

Поскольку нас интересовала цитогенетическая природа индуцированных мутантов пшеницы по ходу мейоза, то изучалась также фертильность пыльцевых зерен.

Проведенный нами анализ пыльцевых зерен показал, что как мутанты, так и исходные сорта имеют довольно высокий процент фертильной пыльцы (табл. 5). Одновременно, по сравнению с исходными сортами, у скверхедного мутанта процент нормальной пыльцы выше, чем у эректоидного. При рентгенооблучении достоверное снижение фертильности пыльцевых зерен наблюдается у мутанта Скверхед кк и исходного сорта Алты-Агач.

Таблица 5

Количество пыльцевых зерен и процент их фертильности

Варианты	Доза, кр	Пыльцевые зерна		
		количество	фертильность, % $\pm m$	t. diff
Алты-Агач	К	3340	95,0 \pm 0,9	—
	10	4000	91,0 \pm 1,1	3,0
Безостая 1	К	2775	94,5 \pm 0,9	—
	10	2705	95,7 \pm 0,8	1,0
Скверхед кк	К	3707	96,8 \pm 0,2	—
	10	5690	91,0 \pm 1,1	4,0
Эректоид 37/1	К	5200	91,3 \pm 1,1	—
	10	4980	88,0 \pm 1,3	2,3

Как показывают наши данные, количество пыльцевых зерен у мутантных форм больше, чем у исходных сортов. При облучении у скверхедного мутанта количество пыльцевых зерен в одном пылинке увеличивается, а у эректоидного—уменьшается. Следует отметить, что у

всех изученных форм, кроме исходного сорта Безостая I, данные о фертильности пыльцы согласуются с количеством нарушений в мейозе.

Аномалии в развитии микроспор обнаруживаются на всех стадиях мейоза, и микроядра как преобладающий тип нарушений являются производными от других нарушений, таких, как униваленты, мультиваленты, отставание хромосом, мосты, фрагменты, потеря активности деления бивалентов, а также цитомиксис. Из этого можно заключить, что число микроядер это показатель необратимости мейоза как генетического процесса в системе любого уровня сложности [2]. Полученные нами данные выявили корреляцию между степенью нарушения мейоза и фертильностью пыльцы. Обычно низкую фертильность рассматривали как следствие мейотических нарушений у пшеницы, ячменя, тритикале и у других культур [3, 4, 6, 9—11, 15, 16, 22, 23, 25—27]. Однако многими цитологами доказано, что нет существенной корреляции между мейотической стабильностью и фертильностью пыльцы. Это показывает, что генетические факторы определяют фертильность независимо от мейотических нарушений, так как имеются различные гены, ответственные за образование тетрад с микроядрами и за формирование нормальной пыльцы. При этом действуют они не одновременно [12, 13, 17, 24, 28].

Наблюдается связь также между нарушениями мейоза и анеуплоидией, так как в процессе мейоза часто можно наблюдать образование анеуплоидных гамет при отстающих и неправильно расходящихся хромосомах A1. Характерно, что при рентгенооблучении у мутантных форм отмечается явление анеуплоидии. На основании изучения процесса мейоза и фертильности пыльцы у облученных константных морфологических мутантов и исходных сортов можно заключить, что существенной разницы между мутантами и исходными сортами нет, что дает основание заключить о генной природе возникновения изученных мутантов. Однако мутанты по сравнению с исходными сортами оказались более чувствительными к рентгенооблучению, особенно мутантная форма Эректоид 37/1. Это свидетельствует о том, что мутанты, возникающие при воздействии различными мутагенными факторами, представляют собой новые генотипы по сравнению с исходными формами и отличаются от последних не только морфологически, но и нормой реакции на условия внешней среды, т. е. пределы возможной изменчивости генотипа расширены и «влияние внешних условий» на степень конъюгации хромосом у чистых форм, так и у гибридов, по существу представляет лишь влияние взаимодействия генотипа и меняющейся среды (Кихара, 1929 цит. по 28).

Несмотря на это, исследуемые мутанты имеют довольно высокий процент фертильности пыльцы. Полученные данные свидетельствуют о том, что методом радиационного мутагенеза можно получить морфологические мутанты с повышенной фертильностью пылевых зерен.

Институт экспериментальной биологии АН АрмССР

Поступило 18.VII 1978 г.

ՄԻԿՐՈՍՊՈՐՆԵՐԻ ՉԵՎԱՎՈՐՄԱՆ ՊՐՈՑԵՍԸ ՓԱՓՈՒԿ ԱՇՆԱՆԱՑԱՆ-
ՅՈՐԵՆԻ ԻՆԴՈՒԿՑՎԱԾ ՄՈՒՏԱՆՏՆԵՐԻ ՄՈՏ ՃԱՌԱԳԱՅԹԱՂԱՐՄԱՆ
ԴԵՊՔՈՒՄ

Ժ. Հ. ՇԱԿԱՐՅԱՆ

Ուսումնասիրվել է փափուկ աշնանացան ցորենի մորֆոլոգիական մու-
տանտների և ելակետային սորտերի միկրոսպորոգենեզը և ծաղկափոշու ֆեր-
տիլությունը ճառագայթահարման դեպքում: Մեյոզի ընթացքի խախտման
չափանիշ է հանդիսացել միկրոկարիզ սյարունակող դիադների և տետրադների
քանակը: Միաժամանակ կապ է սահմանվել մեյոզի ավարտման փուլերում
(դիադներ, տետրադներ) խախտումների հաճախականության և փոշեհատիկ-
ների ֆերտիլության միջև: Պարզվել է, որ ըստ մեյոզի խախտումների հաճա-
խականության և փոշեհատիկների ֆերտիլության գոյություն չունի էական
տարբերություն մուտանտների և ելակետային սորտերի միջև: Մուտանտներն
աչքի են ընկնում փոշեհատիկների բարձր ֆերտիլությամբ: Մուտանտների
մոտ միկրոսպորոգենեզի զգայնությունը ռենտգենյան ճառագայթների նկատ-
մամբ ավելի բարձր է քան ելակետային սորտերի մոտ:

MICROSPORE FORMATION PROCESS OF SOFT WINTER
WHEAT UNDER RADIATION

I. H. SHAKARIAN

Microsporogenesis formation process and pollen fertility of soft winter wheat morphological mutants have been studied.

It has been proved that mutants and their initial sorts do not essentially differ in frequency of microsporogenesis and pollen fertility disturbances, while mutants are distinguished by higher pollen fertility and microsporogenesis sensitivity to x-rays.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Авакян В. А., Шакарян Ж. О. Биолог. ж. Армении, 26, 11, 50—55, 1973.
2. Авакян В. А., Шакарян Ж. О. Биолог. ж. Армении, 31, 12, 1079—1081, 1978.
3. Галукян М. Г., Мовсесян С. Н. Тез. юбил. сессии, посвящ. 60-летию Великой Ок-
тябрьской революции, Ереван, 41, 1971.
4. Гончарюк М. М. Автореф. канд. дисс., Кишинев, 1975.
5. Горбань Г. С. Генетика, 13, 10, 1977, 1727—1735.
6. Кононенко А. И., Князюк В. И. Цитология и генетика, 5, 1, 15—18, 1971.
7. Кравченко А. Н. Особенности мейоза у пшеницы и ее гибридов. Кишинев, 1977.
8. Левитский Г. А. Посobie по селекции. 117, М., 1936.
9. Леценко И. Д. Цитология и генетика, 11, 3, 232—237, 1968.
10. Мамалыга В. С., Шкварников П. К. Цитология и генетика, 9, 1, 75—79.
11. Морозова И. С., Зоз Н. Н., Бабаев М. Ш. Генетика, 11, 2, 24—29, 1975.
12. Хвостова В. В., Проведникова Г. Л. ДАН УкрССР, 138, 1961.

13. Хвостова В. В., Ячевская Г. Л., Лункина А. Н. Сб.: Полиплоидия и селекция. М., 1965.
14. Шакарян Ж. О., Авакян В. А. Биолог. ж. Армении, 31, 10, 1079—1084, 1978.
15. Эйгес Н. С. Генетика, 7, 6, 11—24, 1971.
16. Якобсон Л. Я. Цитология и генетика, 8, 1, 61, 1974.
17. Armstrong I. W., Hattersley Smith M. Canad. J. Plant. Sci., 39, 3, 1959.
18. Bozzini A., Fossati A., Scarascia-Mugnozza J. Genetic, Agr., 21, 535—538, 1967.
19. Brock R. D. Nucl. Energy, 313—316, 1955.
20. Campbell W. F. Radiat. Bot., 6, 6, 525—528, 1966.
21. Campbell W. E. Radiat. Bot., 6, 6, 536, 1966.
22. Krolow K. D. Pflanzenzücht, 49, 219, 1963.
23. Kuger E. Hereditas, 63, 1—2, 1969.
24. Merker A. Hereditas, 68, 281, 1971.
25. Müntzing A. Cytologia, Suppl., 51, 1957.
26. Pieritz W. J. Pflanzenzücht, 56, 27, 1966.
27. Vettel F. R. Züchter, 30, 181, 1960.
28. Tsuohiya T. Amer. Assoc. of Cereal Chemists. St. Paul, Minn., 304, 1974.