

Тамара ШНАЙДЕР

УДК 575.11/25:633.11

ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ МЕЙОЗА У МУТАНТОВ И ГИБРИДОВ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ

Цитогенетический анализ мейоза у растений, в частности у пшеницы, позволяет лучше понять их генетическую структуру и выявить потенциальные возможности конкретных геномов. Изучение разных типов перестроек хромосом в мейозе имеет большое значение для анализа распространения их в природных популяциях, а также для выяснения вопроса о цитогенетической природе мутантов, полученных в опытах по экспериментальному мутагенезу.

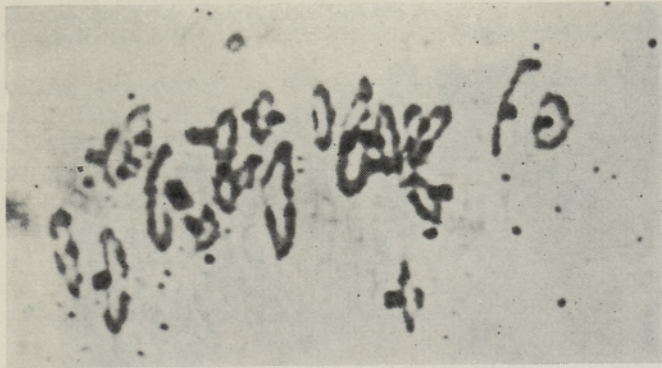
Знание характера поведения хромосом в мейозе у мутантов или в гибридном потомстве важно также для определения потенциала линий, имеющих хозяйственное значение, поскольку стабильность мейоза определяет нормальное развитие растений и формирование признаков и свойств, связанных с элементами урожайности (фертильность, озерненность, вес семян и т. д.). Так, например, у пшеницы отсутствие стерильной пыльцы, наличие 21 бивалента закрытого типа в метафазе первого деления мейоза и константность мутантных линий могут свидетельствовать о том, что возникшее изменение представляет собой точковую мутацию. Если мутагенное или иное воздействие привело к возникновению структурных перестроек хромосом, в большинстве случаев выявляется частичная стерильность пыльцы и наблюдается расщепление в мутантных линиях (Хвостова, Эйгес, 1971).

С целью выявления цитологических особенностей индуцированных мутантов пшеницы проводился анализ мейоза у мутантов и у гибридов, полученных от скрещивания этих мутантов с исходным сортом.

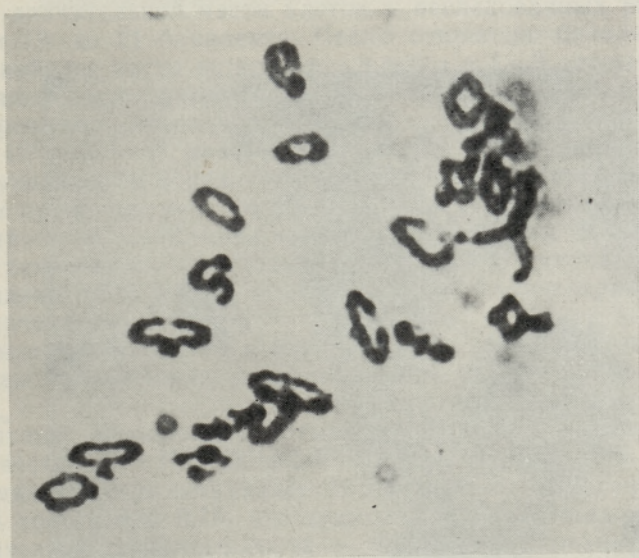
Материал и методика

В качестве исходного материала использовались мутанты, выделенные в результате воздействия химическими мутагенами из сорта яровой пшеницы 'Норрена' (Прийлинн и др., 1976): Т-36 (высокопродуктивный, крупнокососый), О-495 (остистый, с колосом средней плотности), К-46 (раннеспелый, с компактным колосом), а также гибриды F_1 , полученные от скрещивания этих мутантов с сортом 'Норрена'.

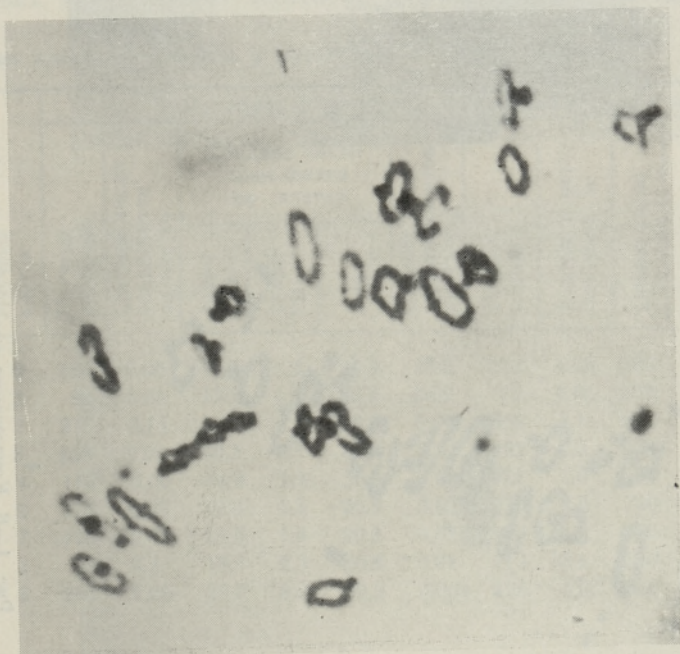
В фазе микроспорогенеза колосья мутантных (M_{10} — M_{12} поколений) и гибридных растений, а также исходного сорта 'Норрена' фиксировали в фиксаторе Ньюкомера (6 частей изопропилового спирта, 3 части пропионовой кислоты, 1 часть диоксана, 1 часть ацетона и 1 часть петролейного эфира), окрашивали ацетокармином и на временных давленных препаратах под микроскопом МБИ-15 просматривали стадии мейоза в материнских клетках пыльцы от метафазы первого деления ($M1$)



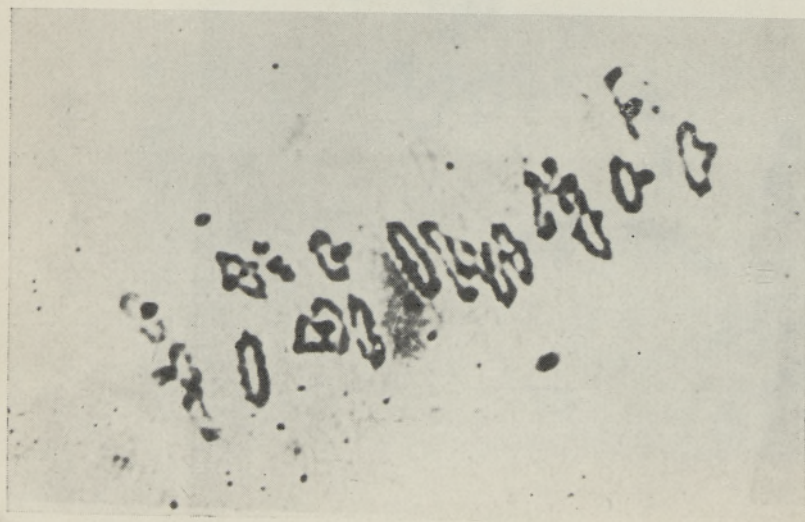
3



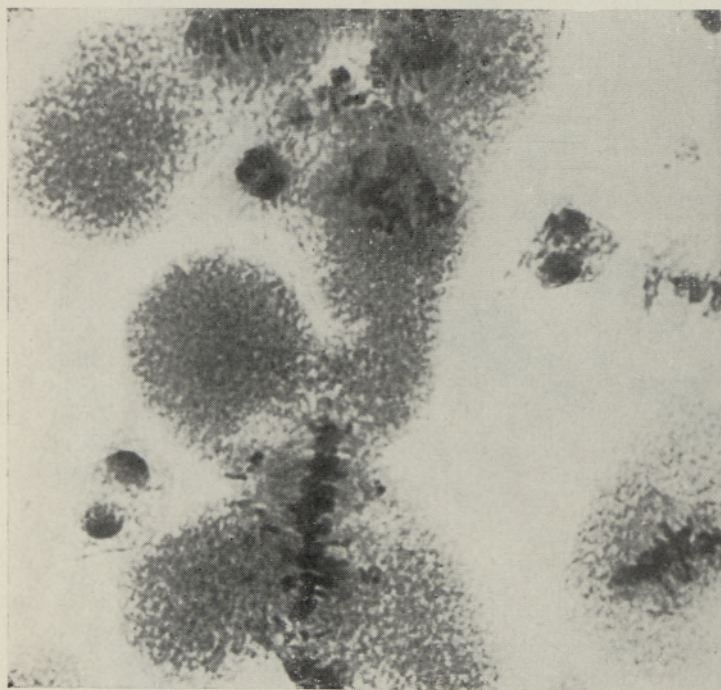
2



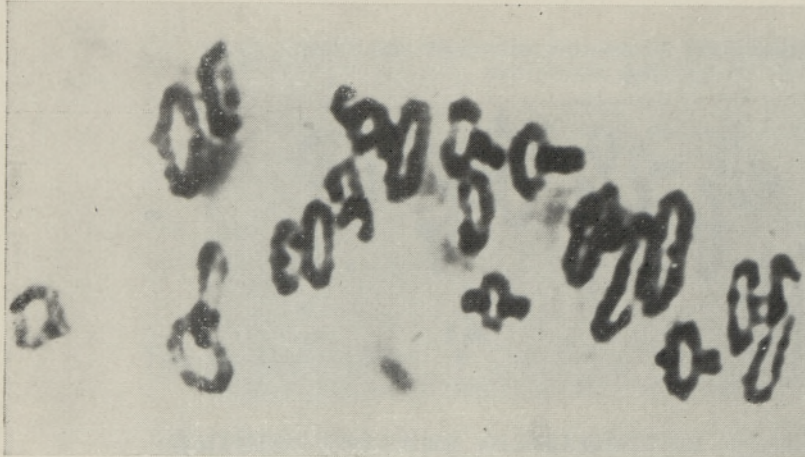
1



4



5



6

Рис. 1—6. Конъюгация хромосом в метафазе первого деления мейоза у гибридов от скрещивания мутантов пшеницы с исходным сортом. 1, 2 — $19^{II} + 1^{IV}$, 'Норрена' $\times$ T-36 (2000 $\times$); 3, 4 — $20^{II} + 1^{IV}$, 'Норрена' $\times$ O-495 (1800 $\times$); 5 — скопление мейоцитов, слившихся в ценоцит, 'Норрена' $\times$ O-495 (1400 $\times$); 6 — $19^{II} + 1^{IV}$ (сцепленные кольцевые хромосомы), 'Норрена' $\times$ T-36 (2000 $\times$).

до образования тетрад микроспор. В М1 учитывали среднее число открытых и закрытых бивалентов, унивалентов и мультивалентов на клетку. В анафазе первого деления (А1) определяли правильность расхождения хромосом, учитывали процент нарушений в мейоцитах (с мостами, фрагментами и отстающими хромосомами), подсчитывали число тетрад и определяли процент тетрад с микроядрами и прочими нарушениями.

Результаты опытов и обсуждение

Результаты проведенного цитологического анализа мейоза у мутантов и гибридов, а также у исходного сорта 'Норрена' приведены в таблице.

В М1 мейоза в значительной части клеток у исследованных растений встречалось от 19 до 21 бивалента. Число открытых бивалентов составляло 1—6, наиболее часто встречались клетки с 1—3 открытыми бивалентами. Среднее число унивалентов на клетку было невысоким и униваленты встречались преимущественно в клетках с конфигурациями $20^{II}+2^I$ или $19^{II}+1^{III}+1^I$, реже в клетках с $19^{II}+4^I$. Можно предположить, что эти униваленты образовались в результате ранней терминализации хиазм и преждевременного расхождения хромосом бивалента, что свидетельствует об ослаблении конъюгации хромосом. В небольшом числе в М1 встречались анеуплоидные ($20^{II}+1^I$), гипоплоидные (20^{II}) и гиперплоидные (22^{II} и 25^{II}) клетки, а также телоцентрические хромосомы и изохромосомы.

По среднему числу унивалентов и бивалентов на клетку изученные мутанты и гибриды существенно не отличались от исходного сорта 'Норрена'.

К мультивалентным ассоциациям, отмеченным в изученном материале, следует отнести $19^{II}+1^{IV}$, $18^{II}+2^{III}$ и $19^{II}+1^{III}+1^I$ (рис. 1, 2). Среднее число тривалентов и тетравалентов на мейоцит у мутантов и гибридов в целом составляло 0,18, что существенно превышало величину этого показателя у исходного сорта — 0,004. На основании этих данных можно сделать предположение о наличии у мутантов и гибридов гетерозиготных хромосомных обменов, захватывающих лишь не-

Поведение хромосом в мейозе у мутантов и гибридов пшеницы

Вариант	Изучено клеток	Метафаза I						Анафаза I		Тетрады	
		Изучено растений	Среднее число унивалентов на клетку	Среднее число бивалентов на клетку			Среднее число мультивалентов на клетку	Изучено клеток	Клетки с нарушениями, %	Общее число	Тетрады с нарушениями, %
				закрытых	открытых	всего					
О-495	9	380	0,06	19,7	1,2	20,9	0,02	320	6,25	690	1,8
'Норрена'×О-495	3	99	0,04	19,7	1,2	20,9	0,02	75	8,0	100	3,0
О-495×'Норрена'	7	276	0,14	19,4	1,5	20,9	0,01	363	4,1	660	3,0
К-46	6	268	0,04	20,1	0,8	20,9	0,01	332	4,5	690	2,2
'Норрена'×К-46	4	116	0,06	19,8	1,1	20,9	0,02	223	7,6	250	4,8
Т-36	6	273	0,05	19,6	1,3	20,9	0,007	270	8,5	720	3,2
'Норрена'×Т-36	7	199	0,07	19,5	1,3	20,8	0,02	500	6,8	600	4,1
Т-36×'Норрена'	1	49	0,2	18,5	2,3	20,8	0,04	110	13,6	120	6,6
'Норрена'	8	263	0,05	20,0	0,9	20,9	0,004	520	4,0	550	2,0

большие участки хромосом, судя по низкой встречаемости подобных обменов.

Точечные генные перестройки и небольшие абберрации хромосом не обнаруживаются под световым микроскопом. При потере значительного участка хромосомы, или при большой дупликации, могут возникнуть гетероморфные биваленты, в которых конъюгирующие хромосомы имеют разную длину (Моррис, Сирс, 1970; Хвостова, Ячевская, 1975). Мягкая пшеница является гексаплоидом и в силу сложного геномного состава легче переносит потери и дупликации участков хромосом.

В наших исследованиях гетероморфные биваленты со сравнительно высокой частотой отмечались у мутантов О-495 и Т-36 и у гибридов 'Норрена'×О-495, О-495×'Норрена' и Т-36×'Норрена' (рис. 3, 4).

На стадии профазы и протемафазы мейоза у мутантов и у гибридов в части клеток отмечалась экстремизация хроматина в межклеточное пространство или переход его в цитоплазму соседних мейоцитов. В М1 встречались ценоциты — гигантские клетки, образовавшиеся в результате слияния содержимого нескольких мейоцитов (рис. 5). Отмечено также появление кольцевых хромосом. Так, у гибрида 'Норрена'×Т-36 встречались клетки с двумя сцепленными кольцами в М1, появившимися в результате двух разрывов в одной хромосоме и последующего воссоединения разорванных концов (рис. 6).

У мутантов и гибридов отмечалось нарушение синхронности мейотического деления: в одном пыльнике встречались разные стадии — от М1 до тетрад микроспор. Наблюдался пикноз хроматина, встречались пустые и дегенерировавшие клетки.

В А1 во всех вариантах опыта процент клеток с мостами, фрагментами и отстающими хромосомами был выше, чем у сорта 'Норрена'. Появление в ряде клеток мостов с фрагментами свидетельствует о наличии парацентрической инверсии.

Число тетрад с нарушениями (в основном с микроядрами) почти во всех вариантах опыта было выше, чем у исходного сорта. Исключение составлял лишь мутант О-495, у которого процент тетрад с нарушениями был даже несколько ниже, чем у сорта 'Норрена'. Максимальный процент тетрад с нарушениями в опытных вариантах составил 6,6 (Т-36×'Норрена'). По мнению некоторых исследователей (Love, 1951; Моррис, Сирс, 1970), стадия тетрад микроспор может служить показателем стабильности мейоза. Если мейотический индекс (процент нормальных тетрад) составляет 90—100%, то можно говорить о нормальном прохождении мейоза.

На основании проведенных исследований можно сделать вывод о том, что в поздних поколениях мутантов (M_{10} — M_{12}), полученных под действием химических мутагенов из сорта яровой пшеницы 'Норрена', наблюдается незначительное ослабление конъюгации хромосом и повышение числа мультивалентных ассоциаций по сравнению с таковыми у исходного сорта. Однако в целом ход мейоза у индуцированных мутантов (Т-36, О-495 и К-46) можно считать достаточно стабильным для обеспечения нормальной фертильности растений, что подтверждается данными по продуктивности этих мутантов в полевых опытах.

ЛИТЕРАТУРА

- Моррис Е. Р., Сирс Э. Р. Цитогенетика пшеницы и родственных форм. — В кн.: Пшеница и ее улучшение. М., 1970, 33—110.
Прийлинн О., Шнайдер Т., Орав Т. Исследования по химическому мутагенезу у сельскохозяйственных растений. Таллин, 1976.

- Хвостова В. В., Эйгес Н. С. Цитогенетика мутантов пшеницы. — В кн.: Цитогенетика пшеницы и ее гибридов. М., 1971, 145—162.
- Хвостова В. В., Ячевская Г. Л. Перестройки хромосом в мейозе. — В кн.: Цитология и генетика мейоза. М., 1975, 232—262.
- Love, R. M. Varietal differences in meiotic chromosome of Brazilian wheat. — Agron. J., 1951, 43, 72—76.

Институт экспериментальной биологии
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
30/I 1980

Tamara SNAIDER

PEHME NISU MUTANTIDE JA HÜBRIIDIDE MEIOOSI TSUTOLOOGILISED ISEÄRASUSED

Artiklis on esitatud suviniisusordi 'Norröna' keemiliste mutageenidega indutseeritud mutantide ning viimaste ja lähtesordi ristamisel saadud hübriidide meioosi tsütoloogiline analüüs. Töö eesmärk on mutantide ja lähtesordi tsütoloogiliste iseärasuste võrdlemine. Tulemuste põhjal on järeldatud, et mutantide meiosis on hilisemates põlvkondades (M_{10} — M_{12}) küllalt stabiilne, kuigi kromosoomide konjugatsioon on mõnevõrra nõrgem ja multivalentide arv ning kõrvalekalletega tetraadide esinemus suurem kui sordil 'Norröna'.

Tamara SHNAIDER

CYTOLOGICAL ANALYSIS OF MEIOSIS IN MUTANTS AND HYBRIDS OF COMMON WHEAT

Meiosis was studied in mutants induced in the spring wheat variety Norröna after treatments with chemical mutagens, and in hybrids resulting from the crosses between these mutants and the original variety.

The aim of these experiments was to elucidate the possible differences between mutants and the original variety on a cytological level. The observations were carried out at metaphase I, anaphase I and at the stage of microspore quartets.

It was found that the process of meiosis in advanced generations (M_{10} — M_{12}) of wheat mutants proceeded in a rather stable manner in spite of an insignificant weakening of the conjugation of chromosomes and an increase in the mean number of multivalents and in the frequency of microspore quartets with micronuclei of mutants, in comparison with the original variety Norröna.