

Тамара ШНАЙДЕР, Татьяна ФАДЕЕВА

ОСОБЕННОСТИ МЕЙОЗА У ГИБРИДОВ F₁, ПОЛУЧЕННЫХ ОТ СКРЕЩИВАНИЯ МУТАНТА ПШЕНИЦЫ С АВТОФЕРТИЛЬНЫМИ ЛИНИЯМИ РЖИ

Для повышения генетического потенциала сортов пшеницы и улучшения их признаков и свойств селекционеры издавна используют метод межвидовой и межродовой отдаленной гибридизации. Особый интерес в этом отношении представляют скрещивания пшеницы с рожью как с целью переноса участков хромосом ржи, так и с целью получения новых форм тритикале. Создание константных промежуточных аллополиплоидов позволяет получить селекционный материал с такими ценными свойствами ржи, как морозо- и зимостойкость, устойчивость к заболеваниям, нетребовательность к почвенным условиям (Мейстер, Мейстер, 1924; Мейстер, Алданов, 1936).

Известно, что тритикале нередко характеризуется недостаточной жизнеспособностью и нестабильным функционированием генеративной сферы (Вакар, 1948; Голубовская и др., 1967; Орлова, 1980). Использование при гибридизации с пшеницей автофертильных форм ржи могло бы способствовать снижению инбредной депрессии, а также стабилизации мейоза у получаемых форм тритикале, а это позволило бы вести отбор в потомстве получаемых амфидиплоидов по хозяйственно-ценным признакам. На основании этого высказано предположение, что при гибридизации пшеницы с рожью было бы интересно использовать разные формы ржи, и в первую очередь их автофертильные линии (Müntzing, 1957; Vettel, 1960). В литературе, однако, имеются данные о меньшей продуктивности гибридов, полученных при скрещивании пшеницы с автофертильной рожью, чем при скрещивании с автостерильным сортом (Krolow, 1966). Поэтому вопрос о выборе форм для скрещивания пшеницы с рожью требует дальнейшего изучения.

Нами были исследованы пшенично-ржаные гибриды сортов и мутантов пшеницы с сортами и автофертильными линиями ржи. Цитологический анализ мейоза, проведенный у этих гибридов первого поколения, показал, что в метафазах первого деления мейоза (М1) наблюдается до 96% материнских клеток пыльцы (МКП) с 28 унивалентами (неконъюгирующими между собой хромосомами пшеницы и ржи) и только около 4% МКП с 1—2 открытыми бивалентами (Шнайдер и др., 1981). Подобная картина асиндетического мейоза у пшенично-ржаных гибридов описана уже давно (Заленский, Дорошенко, 1924; Thompson, 1926 и др.).

В настоящем сообщении приводятся результаты цитологического анализа мейоза у растений гибридов первого поколения, полученных в результате скрещивания мутантной линии № 7, выделенной из сорта озимой пшеницы 'Мионовская юбилейная' (Прийлинн и др., 1976) с автофертильными линиями озимой ржи Кс-517/8 и Кс-517/22, полученными в лаборатории генетики растений БиНИИ ЛГУ и любезно предоставленными нам В. Г. Смирновым. Гибридные семена, полученные в

полевых опытах в 1979 г., были высеяны в 1981 г. в теплице с предварительной яровизацией. Молодые колосья гибридных растений фиксировали по Ньюкомеру, пыльники окрашивали ацетокармином и на временных давленных препаратах анализировали мейоз при микроспорогенезе.

Таблица 1

Первое деление мейоза у пшенично-ржаных гибридов F₁, полученных от скрещивания мутантной линии № 7 сорта пшеницы 'Мионовская юбилейная 7' с автофертильными линиями ржи

Гибридная комбинация	Число клеток M1											A1			
	28 ^I	26 ^I +1 ^{II}	24 ^I +2 ^{II}	22 ^I +3 ^{II}	20 ^I +4 ^{II}	16 ^I +6 ^{II}	12 ^I +8 ^{II}	23 ^I +1 ^{II} +1 ^{IV}	24 ^I +1 ^{II} +1 ^{IV}	25 ^I +1 ^{II} +1 ^{IV}	16 ^{II} +4 ^I	16 ^{II} +6 ^I	Прочие	Количество просмотренных клеток	Процент клеток с нарушениями
Линия № 7×Кс-517/8 (растение № 8)	59	8	4	1	1	3	1	1	1	1	2	1	6	352	91,5
Линия № 7×Кс-517/22 (растение № 5)	46	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	148	75,7

Из табл. 1, где представлены данные анализа первого деления мейоза в микроспороцитах гибридов, видно, что у гибридного растения № 5 (линия № 7 'Мионовской юбилейной'×Кс-517/22) наблюдается типичная картина асиндеза — примерно 94% микроспороцитов содержали по 28 унивалентных хромосом, а остальные имели по 26 унивалентов и одному биваленту, или же по 24 унивалента и 2 (чаще всего открытых) бивалента.

У растения № 8 комбинации скрещивания линии № 7 'Мионовской юбилейной' с Кс-517/8 картина мейоза совершенно иная, поэтому результаты, заслуживающие более детального разбора, в табл. 2 даны по отдельным пыльникам этого растения.

При рассмотрении характера конъюгации хромосом в микроспороцитах пыльников 5, 6 и 7 обнаружена та же картина, что и ранее: во всех клетках наблюдали унивалентный мейоз — отсутствие веретена

Таблица 2

Характер конъюгации хромосом в M1 мейоза у гибрида F₁ линии № 7 'Мионовской юбилейной'×Кс-517/8 (растение № 8)

Номер пыльника	Число клеток M1																
	28 ^I	26 ^I +1 ^{II}	24 ^I +2 ^{II}	22 ^I +3 ^{II}	20 ^I +4 ^{II}	16 ^I +6 ^{II}	12 ^I +8 ^{II}	23 ^I +1 ^{II} +1 ^{IV}	24 ^I +1 ^{II} +1 ^{IV}	25 ^I +1 ^{II} +1 ^{IV}	2 ^I +16 ^{II}	4 ^I +16 ^{II}	6 ^I +16 ^{II}	24 ^I +1 ^{IV}	30 ^I	29 ^I	28 ^I +1 ^{II}
1	2	—	—	—	1	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	7	4	2	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	4	—	—	—	много полиплоидных клеток с 56 хромосомами												
4	14	1	—	—	—	—	1	1	1	1	2	1	1	1	2	1	
5	8	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
6	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
7	17	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	

деления и конъюгации хромосом, в МI было преимущественно по 28 унивалентов (рис. 1а, б). В анафазе первого деления (AI) в микроспорах этих пыльников также наблюдали по 28 унивалентных хромосом (рис. 1в). В поздней анафазе отмечалось их неравномерное расхождение или даже нерасхождение большей части хромосом к полюсам (рис. 1г). Однако в других пыльниках этого растения были отмечены несколько иные явления. В пыльнике 3 имелись МКП с 28 унивалентами, а наряду с этим и большое число полиплоидных микроспорцитов с удвоенным числом хромосом — $n=56$ (рис. 1д). Клетки с множественными унивалентами и полиплоидные клетки этого пыльника в процессе деления формировали телофазы и диады с пикнотическими скоплениями ядерного материала (рис. 1е, ж), из которых затем образовались полиады (рис. 1з).

В других пыльниках этого гибридного растения (пыльники 1 и 2) можно было наблюдать нарушения микроспорогенеза несколько иного порядка. Здесь, как и в других пыльниках, встречались микроспороциты с 28 унивалентами, но наряду с ними и мейоциты с большим числом бивалентов. Встречались клетки с конфигурациями: 22^I+3^{II} , 20^I+4^{II} , 16^I+6^{II} и 12^I+8^{II} . Можно предположить, что нарушение предмейотического митоза может обуславливать неправильное расхождение хромосом в делениях, предшествующих образованию спорогенной ткани. Вследствие этого возникают клетки с разным числом хромосом и различным сочетанием хромосом пшеничного и ржаного геномов, что приводит к значительной изменчивости по числу конъюгирующих хромосом в подобных микроспорах.

Однако, здесь может быть сделано и другое предположение. Возможно, что в клетках, претерпевающих предмейотические митозы и мейоз, создается генетическая ситуация, способствующая конъюгации гомеологичных хромосом пшеницы. Это предположение подтверждается тем, что биваленты состоят преимущественно из хромосом пшеничного типа. Следует подчеркнуть, что в этих клетках число хромосом остается соответствующим числу хромосом, ожидаемому у F_1 , т. е. $n=28$. Поэтому в таком случае мы предполагаем конъюгацию между гомеологичными хромосомами пшеницы. Возможно, что индукция этой конъюгации обусловлена генным составом данного гибридного растения, которое возникло при участии гаметы ржи, предположительно носителя мутантной аллели, вызывающей аномалии делений митоза и мейоза.

Явление аутосиндеза у межвидовых пшенично-ржаных гибридов описано В. Н. Лебедевым (1933), который наблюдал конъюгацию между негомологичными хромосомами пшеницы у гибридов F_1 . Он отмечал, что различия в степени аутосиндеза должны, по-видимому, зависеть от наследственных свойств материнского родителя каждой гибридной семьи, при этом на число образующихся аутосиндетических бивалентов должна оказывать влияние и природа «ржаной» гаметы, участвовавшей в скрещиваниях, и другие условия.

Совершенно неожиданная картина обнаружена в пыльнике 4 того же растения. В гнезде этого пыльника встречались мейоциты с 28—30 унивалентами, а наряду с ними клетки, в которых содержалось по 16 бивалентов и несколько унивалентов (рис. 2а, б, в, г). В отдельных клетках этого пыльника отмечены кроме унивалентов и бивалентов также и тетраваленты. Число хромосом в мейоцитах этого пыльника варьировало от 28 до 38: имелись клетки с 28, 29, 30, 31, 32, 34, 36, 38 хромосомами. Можно предположить, что в данном пыльнике в предмейотических митозах произошло нарушение деления с образованием частично полиплоидных клеток. Деление этих клеток и далее шло с неравномерным распределением хромосом и образованием разнохро-

мосомных клеток — 30—26, 29—27, 38—18, 36—20 и т. д. Возможно, что часть этих клеток элиминировалась в ходе последующих митотических делений, другая же часть смогла дойти до мейоза и прослеживалась нами в М1 (рис. 2а, б, в, г) и в А1 (рис. 2д).

Второе деление мейоза у изучаемых нами растений пшенично-ржаных гибридов проходило с большими нарушениями и в АП. В диадах и тетрадах (рис. 2е), у них отмечен высокий процент клеток с микроядрами (табл. 3).

Таблица 3

Второе деление мейоза у пшенично-ржаных гибридов F₁

Гибридная комбинация	АП		Диады		Тетрады		Триады, пентады, гексады	
	Общее число клеток	Процент с нарушениями	Общее число	Процент с микроядрами	Общее число	Процент с микроядрами	Общее число	Процент с микроядрами
Линия № 7×Кс-517/22 (растение № 5)	128	96,1	348	90,2	701	97,6	413	92,7
Линия № 7×Кс-517/8 (растение № 8)	178	93,3	509	90,9	782	96,8	103	100,0
Линия № 7×Кс-517/8 (растение № 9)	117	88,0	59	89,8	553	86,5	24	100,0

Подобную гетерогенность материнских клеток пыльцы, наблюдаемую в пределах колоса и даже пыльника одного гибридного растения, можно предположительно объяснить общей причиной — взаимодействием относительно чуждых друг другу геномов мягкой пшеницы и ржи. Возможно, что нарушения возникают еще в ходе митотического деления, предшествующего образованию спорогенной ткани. Эти нарушения предмейотических митозов могут различным образом сказываться на процессах микроспорогенеза. В зависимости от того, какого типа нарушения и на каком этапе развития тканей пыльника они произошли, они могут различным образом влиять на ход микроспорогенеза: во-первых, могут приводить к нарушению веретена деления и образованию унивалентов, во-вторых, могут вызвать нарушение цитокинеза и образование вследствие этого полиплоидных клеток. На возможность возникновения нарушений предмейотических делений, переходящих из митоза в мейоз, указывал Г. Д. Карпеченко (1927): «В клетках археспория, в последнем, предредукционном делении иногда происходит деление ядра, не сопровождающееся разделением клетки. Последняя становится таким образом двуядерной...» (стр. 313).

В литературе имеются данные о мозаичности спорогенной ткани, которая связана с разным уровнем митотической нестабильности. Предполагается, что изменение числа хромосом в клетках спорогенного комплекса возникает в результате действия генов, нарушающих функции митотического веретена или цитокинеза в предмейотических митозах (Watanabe, 1962; Ригин, Орлова, 1977).

На последующих стадиях развития этих МКП растения № 8 (табл. 2) отмечены аномалии, связанные, возможно, с нарушением спирализации хромосом. Так, в триадах и тетрадах не происходило формирования нормального ядра с деконденсированными хромосомами, а наблюдалась задержка деконденсации хромосом на стадии второго деления мейоза (рис. 2ж, з). Подобные аномалии мейоза, а

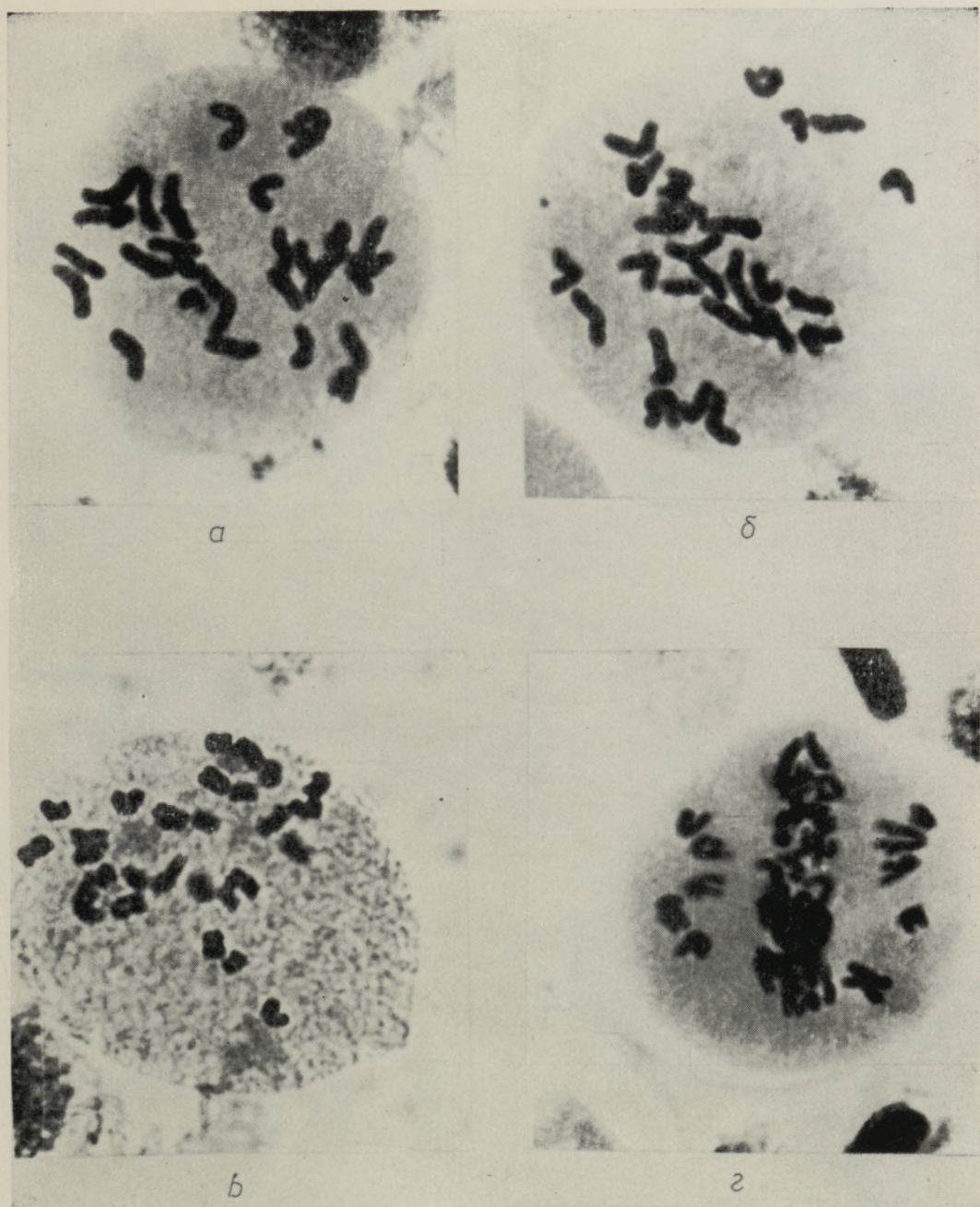
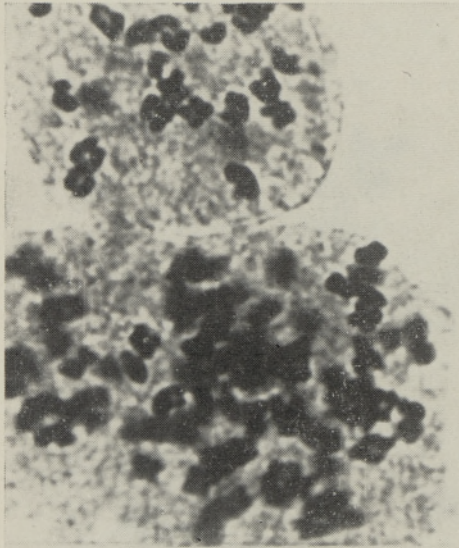
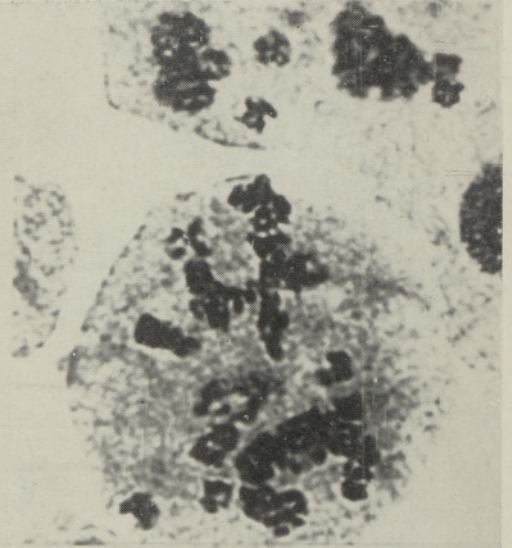


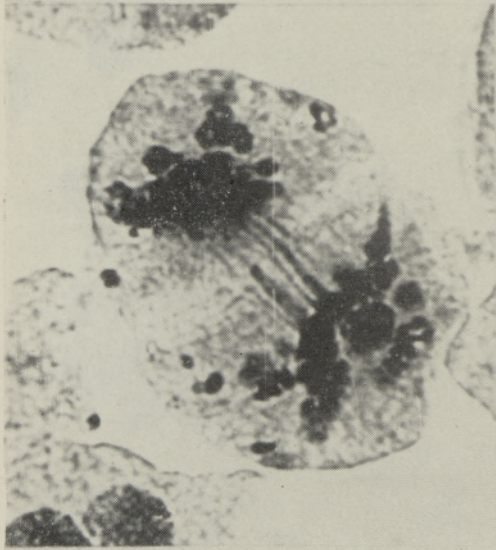
Рис. 1. Первое деление мейоза у пшенично-ржаного гибрида F_1 , полученного от скрещивания мутанта пшеницы с автофертильными линиями ржи.
 а и б — МI с 28^I , в — АI с 28^I (28 конденсированных удвоенных хромосом), г — позд-



g



e



ж



з

ния А1 с нарушением веретена деления, *д* — полиплоидные клетки, *е* — телофазные многоядерные клетки, *ж* — диада с неравномерным распределением хроматина, *з* — тетрада.

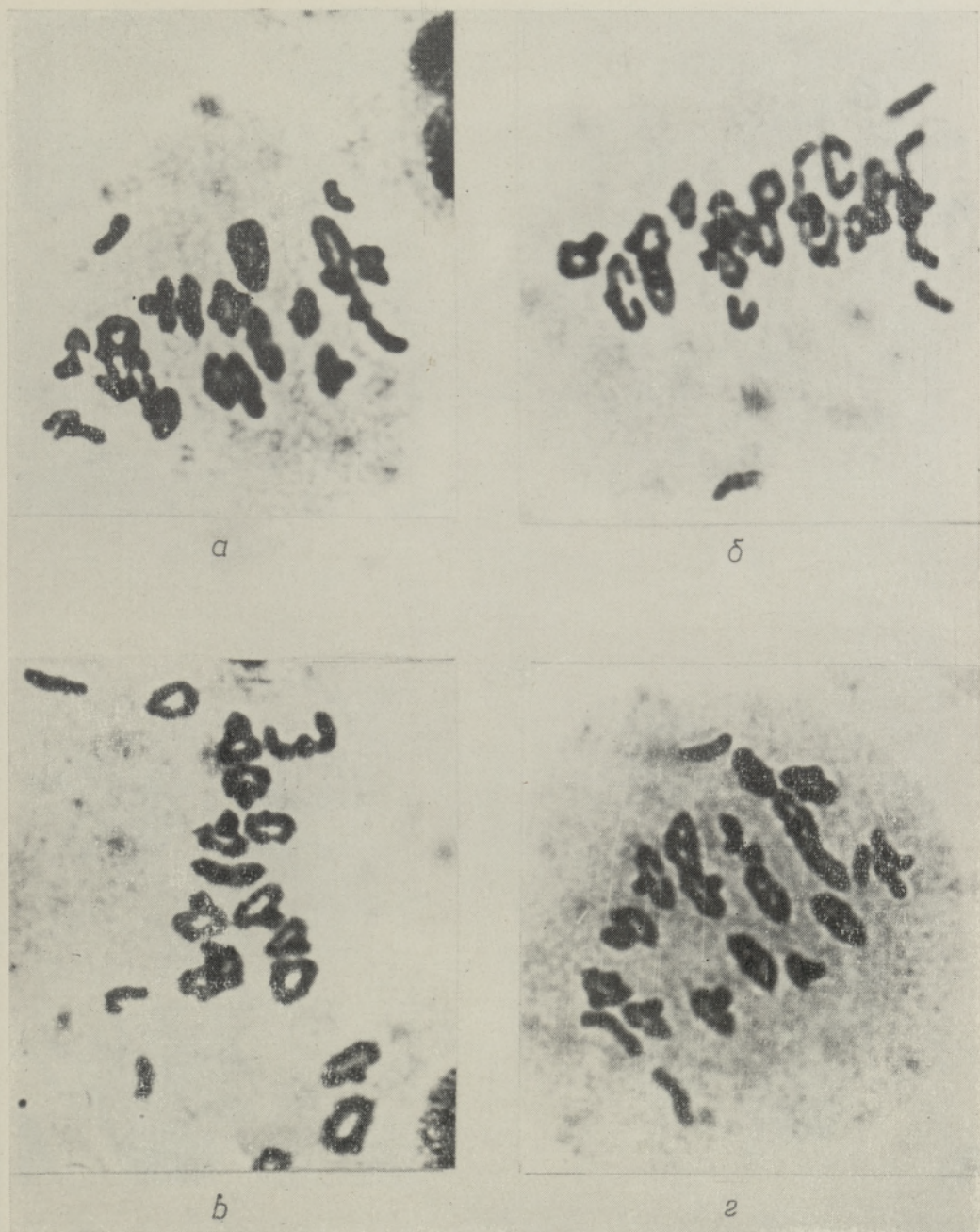
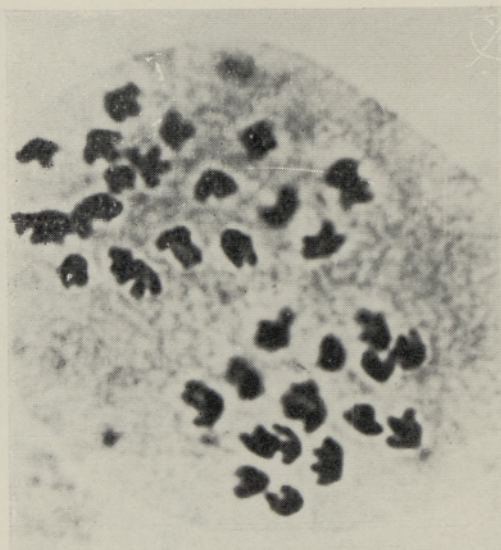
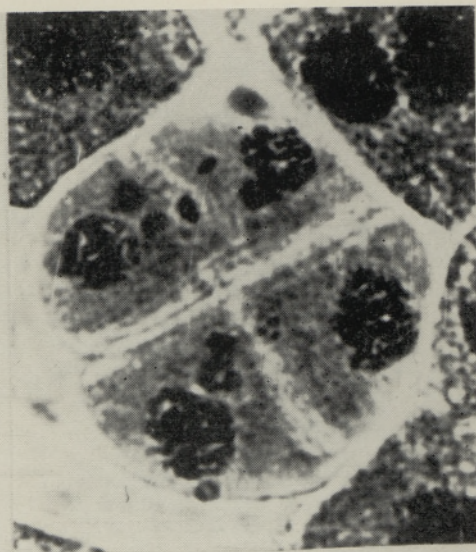


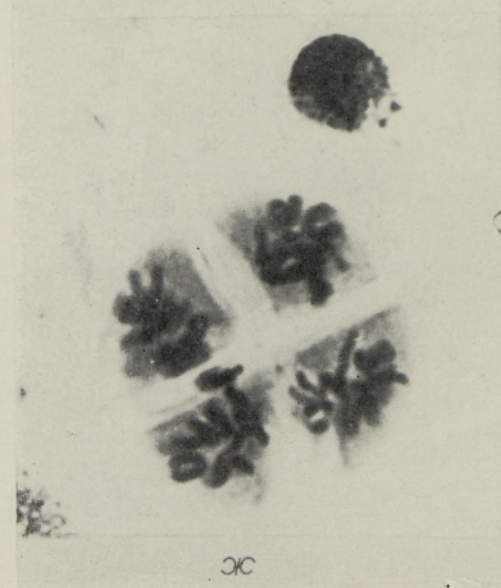
Рис. 2. Мейоз у пшенично-ржаного гибрида F_1 с бивалентной конъюгацией в мейоцитах M_1 .
a — $16^{II}+2^I$, *б, в* — $16^{II}+4^I$, *г* — $16^{II}+6^I$, *д* — AI с расхождением хромосом по



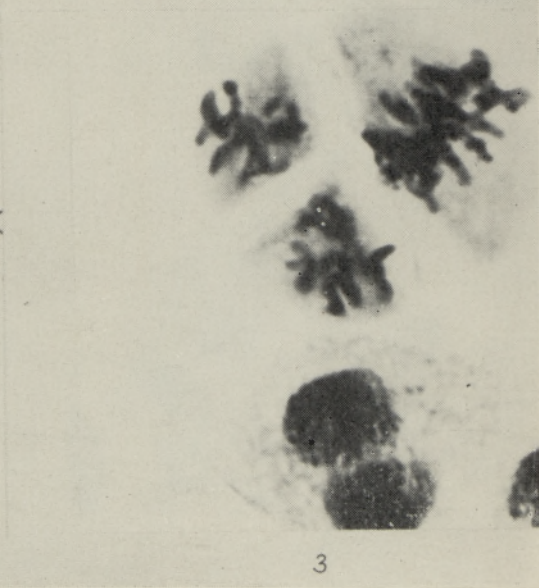
g



e



ж



з

типу 16—20, e — тетрада с микроядрами, ж, з — тетрада и триада с конденсированными хромосомами.

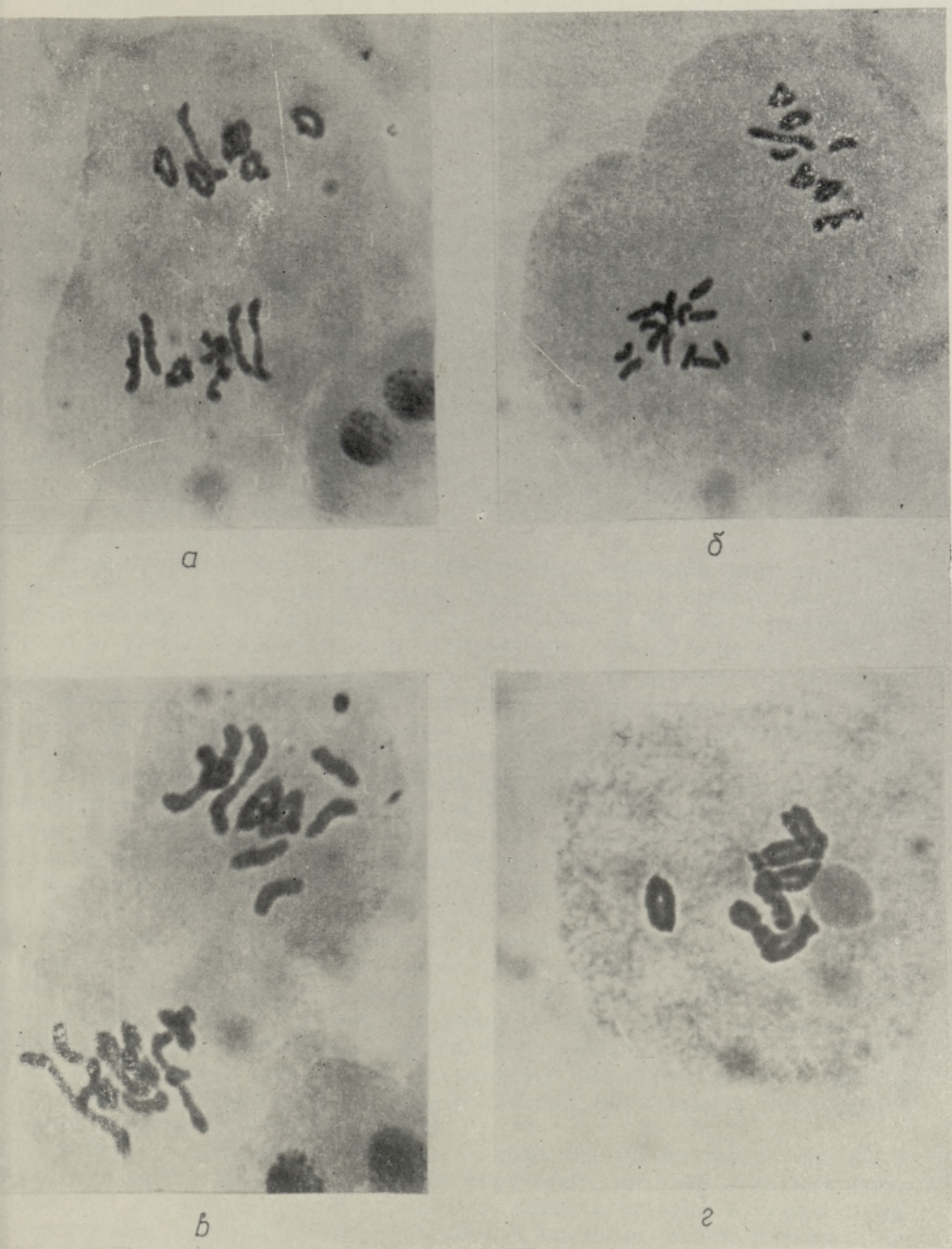


Рис. 3. Первое деление мейоза у линии ржи Кс-517/8.

a — МI с 7^{II} , *б* — МI с $6^{II}+2^I$ и 14^I , *в* — МI с $5^{II}+4^I$ и $6^{II}+2^I$, *г* — диакинез про-
 фазы I-го деления с 7^{II} .

Именно задержка деконденсации хромосом, описаны С. П. Соснихиной (Соснихина, 1973; Соснихина и др., 1980), изучавшей микроспорогенез у инбредных линий ржи.

Известно, что поведение хромосом в мейозе у растений находится под генетическим контролем (Сапегин, 1933; Голубовская, 1975 и др.). В настоящее время выявлены многочисленные гены, влияющие на тот или иной этап мейоза и конъюгации хромосом. Для анализа этого явления, с нашей точки зрения, интересны данные, полученные при изучении генетики типа спаривания у дрожжей-сахаромицетов (Кожина, 1978). Для дрожжей показано, что locus спаривания (a, a) играет определенную роль и в процессе мейоза. Оказалось, что диплоидные клетки, полученные от копуляции клеток-мутантов с одинаковыми аллелями полового типа (подобно самоопылению у перекрестноопыляющихся растений) не способны претерпевать мейоз. Возможно, это явление сходно с тем, что мы наблюдаем у высших растений. Можно предположить, что автофертильные линии диплоидной ржи, отличающиеся по генам автостерильности от растений перекрестноопыляющихся популяций (сорта), или несут мутации, обуславливающие аномалии мейоза, или же эти аномалии являются результатом плейотропного эффекта аллелей автофертильности в генотипической среде перекрестноопыляющегося растения ржи. Эти отклонения от нормального хода мейоза реализуются как у линий ржи, так и у гибридов, полученных при объединении гамет пшеницы с гаметой ржи, несущей гены наследственных аномалий.

Для проверки этого предположения был проведен цитологический анализ мейоза у линии Кс-517/8. Исследования показали значительную нестабильность мейоза у линии Кс-517/8. В МI были обнаружены клетки: 1) с 7 бивалентами, 2) с $6^{II}+1^I$, 3) с $5^{II}+4^I$ и 4) что особенно необычно, с 14 унивалентами (рис. 3а, б, в). В диакинезе у большинства просмотренных клеток отмечалось по 7 бивалентов (рис. 3г). Такая необычная картина течения мейоза у линии ржи дает основание предполагать, что линия является носителем мутации. Аномалии мейоза или являются результатом действия специфичной мутации мейоза, или, возможно, они возникают на основе функционирования у ржи мутантных аллелей автофертильности, реализующихся в необычной для них генотипической среде. Это объясняет проявление аномалий только в отдельных микроспорах (при сочетании условий генотипической и внешней среды).

Связаны ли обнаруженные нами аномалии мейоза у пшенично-ржаного гибрида с мутационным изменением, привнесенным гаметой ржи, сказать еще трудно, это можно только предполагать. Морфология нарушений мейоза у линий и у гибрида различна, но возможно, что аномалии, обнаруженные нами, являются результатом одного и того же генетического нарушения, по-разному реализующегося в разной генотипической среде и на разных этапах образования спорогенной ткани и развития микроспороцита.

Нами обнаружены необычные (и неизвестные ранее) у пшенично-ржаных гибридов аномалии предмейотических митозов и мейоза, которые так же, как и другие нарушения, свидетельствуют о трудной совместимости геномов пшеницы и ржи в пределах одной клетки. Очевидно, что важным путем преодоления несовместимости на этапе формирования гибридного растения должен быть подбор для скрещивания форм не только пшеницы, но и ржи, а для этого необходимо более детальное изучение генетики признака совместимости при отдаленных скрещиваниях.

ЛИТЕРАТУРА

- Вакар Б. А. Итоги сравнительного изучения мейозиса у гибридов рода *Triticum* L. с представителями родов *Secale* L., *Aegilops* L. и *Agropyron* Garth. — Тр. Белорусск. СХИ, Горы-Горки, 1948, 13, 16—43.
- Голубовская И. Н., Шкутина Ф. М., Хвостова В. В. Нестабильность числа хромосом, обнаруженная в мейозе у пшенично-ржаных и неполных пшенично-пырейных амфидиплоидов. — Генетика, 1967, 3, 26—33.
- Голубовская И. Н. Генетический контроль поведения хромосом в мейозе. — В кн.: Цитология и генетика мейоза. М., 1975, 312—343.
- Заленский В., Дорошенко А. Цитологическое исследование ржано-пшеничных гибридов. — Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 1924, 14, 185—210.
- Карпеченко Г. Д. Полиплоидные гибриды *Raphanus sativus* × *Brassica oleraceae* L. — Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 1927, 17, 305—408.
- Кожина Т. Н. К вопросу о генетическом контроле споруляции у дрожжей-сахаромицетов. — Генетика, 1978, 14, 334—339.
- Лебедев В. Н. Явления аутосиндеза в межвидовых гибридах мягкой пшеницы и их значение для проблемы филогенеза пшеницы. Харьков—Киев, 1933.
- Мейстер Н. Г., Алданов А. Д. Ржано-пшеничные гибриды. 25 лет саратовской селекц. станции. М., 1936.
- Мейстер Г. К., Мейстер Н. Г. Ржано-пшеничные гибриды. М., «Новая деревня», 1924.
- Орлова И. Н. Характеристика цитологической стабильности гексаплоидного тритикале из потомства гибрида *Triticum aestivum* × *Secale cereale* — Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 1980, 67, 119—123.
- Приймлин О., Шнайдер Т., Орав Т. Исследования по химическому мутагенезу у сельскохозяйственных растений. Таллин, 1976.
- Ригия Б. В., Орлова И. Н. Пшенично-ржаные амфидиплоиды. Л., 1977.
- Сапегин Л. А. Гены редукционного деления. — Тр. по прикл. бот., генет. и селекции. Сер. II, 1933, 5, 5—42.
- Соснихина С. П. Генетический контроль поведения хромосом в мейозе у инбредных линий диплоидной ржи (*Secale cereale* L.). II. Аномалии на стадиях AI, AII и тетрад. — Генетика, 1973, 9, 21—30.
- Соснихина С. П., Смирнов В. Г., Забирова Э. Р. Генетический контроль поведения хромосом в мейозе у инбредных линий диплоидной ржи (*Secale cereale* L.). IV. Деления в тетрадах. — Генетика, 1980, 16, 677—683.
- Шнайдер Т., Смирнов В., Фадеева Т., Дорохова Т. Скрещивание разных сортов пшеницы с автофертильными и автостерильными формами ржи. — Изв. АН ЭССР. Бюлл., 1981, 30, 116—122.
- Krolow, K. D. Aneuploidie und Fertilität bei amphidiploiden Weizen-Roggen-Bastarden (Triticale). — Z. Pflanzenzüchtung, 1966, 55, 105—138.
- Müntzing, A. Cytogenetic studies in rye-wheat (Triticale). — In: Proc. Intern. Genet. Symp. Cytologia (Suppl.), 1957, 51—56.
- Thompson, W. P. Chromosome behavior in a cross between wheat and rye. — Genetics, 1926, 11, 317—332.
- Vettel, F. K. Mutationsversuche an Weizen-Roggen-Bastarden (Triticale). — Züchter, 1960, 30, 181—189.
- Watanabe, I. Chromosome-mosaics observed in variety of wheat "Shirahada". — Japan J. Genet., 1962, 37, 194.

Институт экспериментальной биологии
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
24/VI 1982

Лаборатория генетики растений БиНИИ ЛГУ

Tamara SNAIDER, Tatjana FADEJEVA

NISUMUTANDI JA RUKKI AUTOFERTIILSE LIINI RISTAMISEL SAADUD HÜBRIIDI F₁ MEIOOSI ISEÄRASUSED

Artiklis on esitatud nisu-rukki hübriidsete F₁-taimede meioosi tsütoloogilise analüüsi tulemused. Hübriidid saadi talinisumutandi ristamisel rukki autofertiilsete liinidega. Ühel hübriidtaimel ilmnes MI-s kõrvuti nisu-rukki hübriididele iseloomulike asündaetiliste meioosidega polüploidseid tolmuttera emarake ja bivalentse konjugatsiooniga (kuni 16^{II}) rakke. Tetraadides märgiti kromosoomide dekonformatsiooni viivitumist meioosi ekvatsioonjagunemisel. Võimalik, et hübriidil ilmnevad meioosi anomaaliad on seotud mutaat-

sioonidega meioosielsetes mitoosides, mis põhjustavad häireid mitoosikävi kujunemises ja tsütokineesis. Võib oletada, et need häired pärinevad rukki autofertiilse liini genoomist, millele on omane meioosi ebastabiilsus.

Tamara SHNAIDER, Tatyana FADEYEVA

STUDIES ON THE MEIOSIS IN F₁ HYBRIDS FROM CROSSES BETWEEN THE MUTANT OF COMMON WHEAT AND THE SELF-FERTILE LINES OF RYE

Cytological analysis of the meiosis in F₁ hybrids from crosses between the mutant of winter wheat Mironovskaya Yubileinaya 7 and the self-fertile lines of rye Kc-517/8 and Kc-517/22 has revealed the asyndetic type of meiosis with an occurrence of more than 90 per cent of pollen mother cells with 28 univalents in the MI. In one of those hybrid plants, side by side with the asyndetic PMC polyploid cells and cells with a bivalent type of conjugation up to 16^{II} were observed. In the microspore quartets, different kinds of anomalies were stated, including a delay in the chromosome decondensation during the second division of meiosis. It is supposed that the noticed disturbances of the meiosis are determined by the genotype of the self-fertile line of rye, and it is possible that they are a result of the mutations which have occurred in the course of the pre-meiotic divisions of the mitosis.