

Тырнов В.С., Еналеева Н.Х. Автономное развитие зародыша и эндосперма у кукурузы // Докл. АН СССР.- 1983.- 272. - N 3.- С. 722-725.

Хохлов С.С. Апомиксис: классификация и распространение у покрытосеменных растений// Успехи современной генетики. - М.: Наука.- 1967.- Вып.1. - С. 43-105.

Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г. Выявление апомиктических форм во флоре цветковых растений СССР. Программа, методика, результаты. Саратов. Изд-во Саратовского ун-та.- 1978. - 224 с.

Enaleeva N.Kh., Tyrnov V.S. Cytological investigation of apomixis in AT-1 plants of corn// Maize Genetics Cooperation. Newsletter.- 1997.- 71.- P. 74-75.

Titovets V.V. Cytogenetical investigation of parthenogenetical maize line AT-3// Intern. apomixis conference APO 2001. Como. Italy. 2001.- P. 131.

УДК 575.224.234

МИКСОПЛОИДИЯ В ПОТОМСТВЕ ПОЛИГАПЛОИДА НЕГРИТЯНСКОГО СОРГО

М.И. Цветова

Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Юго-Востока

Постоянство числа хромосом – важнейшее свойство высших организмов, обеспечивающее передачу генетической информации в ряду поколений. Вместе с тем у растений как в дифференцированных тканях, так и в меристемах нередко имеются клетки с отклоняющимися числами хромосом. Наличие в меристематических тканях клеток с различными числами хромосом получило название миксоплоидия (Nemes, 1910) и отмечено в корешках, в верхушечных конусах нарастания, среди материнских клеток микроспор у многих культурных и дикорастущих растений (Кунах, 1980).

Безусловно, наибольшее значение имеют изменения чисел хромосом в клетках зародышевого пути, так как при этом возникает отличное от родителей потомство. Разные авторы термином "миксоплоидия" обозначают два разных цитогенетических явления: наличие в тканях растения клеток с числами хромосом, составляющими анеуплоидные ряды, либо клеток разных уровней пloidности. В данной работе были выявлены растения, имеющие ткани с различными, но кратными основному числами хромосом.

В литературе описаны растения, у которых в отдельных клетках или побегах произошло спонтанное удвоение хромосомного набора (Muntzing, Praken, 1041; Prakash et al., 1988; Rao, Nirmala, 1986). Изредка встречаются растения, у которых наблюдаются клетки с редуцированным числом хромосом (Rao, Nirmala, 1986; Малецкий, Малецкая, 1996; Raman, Krishnaswami, 1955).

Мы обнаружили изменения уровня пloidности в потомстве индуцированного колхицинированием аутотетраплоида сорго. К настоящему времени имеются немногочисленные сообщения о цитогенетической нестабильности в меристематических и спорогенных тканях в потомстве тетраплоидов, полученных с применением колхицина (Петрушина, 1975; Щербак, 1982).

При решении селекционных и генетических задач чрезвычайно важно достижение константности потомства, и поэтому нельзя пренебрегать вероятностью получения генетически нестабильного материала. В связи с этим цитогенетически нестабильное потомство выявленного полигаплоида негритянского сорго исследовалось в течение пяти поколений.

Материал и методы

Тетраплоиды у сортообразца Негритянское кремово-бурое к-3366/2 (*Sorghum nigricans* (Ruiz et Pavon) Snowden), были получены в результате обработки апикальных меристем проростков 0,2% —процентным раствором колхицина в течение 24 часов. Из пятого инбредного поколения тетраплоидов (C_5) в 1991 году в период созревания выделено полигаплоидное растение НТ12. В последующих поколениях изучалось его потомство, полученное за счёт самоопыления.

Исследуемые в данной работе растения с изменённым уровнем плоидности, были выделены на основании морфологических особенностей. Тетраплоиды данного сортообразца уступают исходным диплоидам по высоте и имеют укороченную, расширенную плохо озернённую метёлку с более крупными чешуями. В период цветения эти различия между тетраплоидами и диплоидами проявляются достаточно отчётливо, что позволило также обнаружить различия по плоидности между побегами у отдельных растений.

У исследуемых растений брали пыльцу потряхиванием цветущей метёлки над бумажным пакетиком и анализировали смесь пыльцевых зёрен (ПЗ) с цветущей части метёлки. Микроскопический анализ проводили на временных препаратах, окрашенных раствором Люголя; диаметры ПЗ измеряли с помощью окуляр-микрометра.

Подсчёт хромосом проводили в корневых меристемах, зафиксированных в ацето-алкоголе (1:3), окрашенных ацето-гематоксилином после предобработки в растворе монобромнафталина (Цветова, 1997).

Результаты и обсуждение

Полигаплоидное растение НТ 12 отчётливо выделялось среди тетраплоидов высотой и нормально озернённой метёлкой. Цитологический анализ подтвердил его диплоидную конституцию.

147 растений из потомства этого диплоида было изучено в поле. Среди них в период цветения по морфологии выделено 8 тетраплоидов, а также 2 растения, у которых, разные побеги по морфологическим признакам были диплоидными, либо тетраплоидными. На рис. 1 приведено схематическое изображение расположения метёлок разной плоидности на одном из таких химерных растений НСТ 41. У него отличались по плоидности не только различные побеги кущения, но и некоторые боковые метёлки второго порядка отличались по плоидности от несущего их побега первого порядка.

У выделенных растений был проведён анализ пыльцы. Ранее было показано, что диаметр абсолютного большинства ПЗ данного сортообразца лежит в пределах от 41,7 до 54,2 мкм, причём ПЗ, диаметр которых равен или

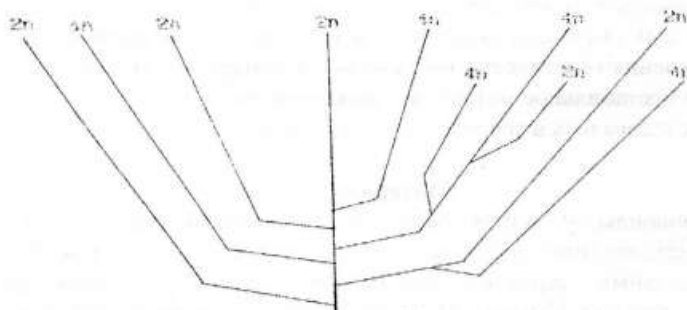


Рис. 1. Схема расположения побегов разной пloidности у химерного растения НСТ 41.

превышает большее из этих значений, встречаются у диплоидов очень редко. При этом, между размерами гаплоидных и диплоидных ПЗ у сорго отсутствует четко выраженная граница, и их диаметры совпадают в пределах 50,1-54,2 мкм (Цветова, 1997).

В исследуемом материале в пыльце метёлок, определённых как диплоидные (за исключением метёлки 8-3) относительное содержание ПЗ с диаметром 50,1 мкм и выше не превышало 10,0%, в то время как для ПЗ фенотипически тетраплоидных метёлок (за исключением метёлок 8-2 и 8-7) 50,1 мкм является нижней границей для диаметра.

Однако в некоторых случаях (метёлки NN 8-2, 8-3, 8-7) пыльца представляла собой смесь «нормальных» и крупных ПЗ (табл.1). У растения НСТ 14 (результаты анализа его пыльцы не вошли в табл. 1) в двух из двенадцати изученных метёлок были отмечены крупные стерильные и фертильные ПЗ, а в трёх - отмечены лишь крупные стерильные ПЗ (фертильные не обнаружены).

Таким образом, результаты анализа пыльцы подтвердили миксоплоидность исследуемых растений, заключение о которой сделали, основываясь на морфологических признаках.

В следующем поколении проведён цитологический анализ, который показал, что потомство диплоидных и тетраплоидных растений было константным, тогда как в потомстве миксоплоидов наблюдалось расщепление по пloidности (табл.2).

Цитологический анализ потомства окончательно подтвердил предположение о том, что различные метёлки растения НСТ 8 имели разную пloidность. У растения НСТ 41 имело место и расщепление по числу хромосом в потомстве одной метёлки (табл.2.). Почти в каждой семье (потомство одной метёлки) выявлены экземпляры с пloidностью, отличающейся от сибсов.

Таблица 1. Распределение пыльцевых зёрен в зависимости от диаметра в пыльце некоторых растений из потомства полигаплоида негритянского сорго

№ растения, метёлки	Плоидность по фенотипу	Диаметр пыльцевых зёрен**							
		37,6	41,7	45,9	50,1	54,4	58,5	62,6	66,8
2-7	2n	4,0	36,0	50,0	6,0	2,0	-	2,0	-
8-1	2n	6,0	40,0	48,0	4,0	2,0	-	-	-
8-3	2n	-	1,0	6,0	31,0	26,0	33,0	2,0	1,0
9-2	2n	10,0	62,0	24,0	4,0	-	-	-	-
10-4	2n	12,0	60,0	20,0	8,0	-	-	-	-
11-4	2n	8,0	40,0	44,0	8,0	-	-	-	-
13-3	2n	8,0	66,0	22,0	4,0	-	-	-	-
1-4	4n	-	-	-	28,0	18,0	42,0	8,0	4,0
8-2	4n	-	18,0	12,0	34,0	28,0	8,0	-	-
8-4	4n	-	-	-	13,9	23,3	46,5	11,6	4,6
8-7	4n	-	-	20,0	40,0	26,0	14,0	-	-
8-8	4n	-	-	-	24,0	30,0	44,0	2,0	-
8-9	4n	-	-	-	2,0	30,0	54,0	12,0	4,0

* В каждом образце измерено 50 - 100 пыльцевых зёрен.

** Принцип разбиения данных о диаметрах ПЗ на классы обусловлен ценой деления использованного в исследовании окуляр-микрометра, равной 8,35 мкм

В трёх следующих поколениях случаев расщепления по плоидности потомства, как отдельных растений, так и отдельных соцветий, обнаружено не было.

Наиболее вероятным механизмом возникновения полигаплоидного растения НТ 12 является партеногенетическое развитие редуцированной яйцеклетки тетраплоидного растения С4. Это явление у индуцированных нами тетраплоидов сорго встречается, по-видимому, редко, так как за несколько лет работы с тетраплоидными аналогами 4х сортов, проанализировав тысячи растений, мы обнаружили реверсию к диплоидному числу хромосом впервые. В литературе описан лишь один случай появления полигаплоида среди "сырых" аллотетраплоидов сорго (Duara, Stebbins, 1952).

Появление тетраплоидов в потомстве, полученном при самоопылении данного диплоидного растения, свидетельствует о наличии у него нередуцированных гамет. Аналогичное явление ранее было отмечено у ржи, где в потомстве полигаплоидов (реверсивных диплоидов по терминологии авторов) выявлены три- и тетраплоиды. В следующем поколении во время микроспорогенеза отмечены различающиеся по плоидности материнские клетки микроспор, что свидетельствует о возникновении миксплоидности на этапах развития, предшествующих мейозу (Машталер, Чеченева, 1975).

Таблица 2. Цитологический анализ потомства миксоплоидных растений НСТ 8 и НСТ 41

N растения, метёлки	Плоидность по фенотипу	Число растений в потомстве	
		2n	4n
8-1	2N	11	-
8-2	4n	-	6
8-3	2n	1	-
8-4	4n	-	1
8-5	2n	20	-
8-8	4n	-	8
8-9	4n	-	3
41-1	2n	4	1
41-2	4n	6	1
41-3	4n	1	8
41-4	4n	-	9
41-5	2n	24	-
41-6	2n	76	1
41-7	2n	72	2

Известно, что генетически различающиеся побеги образуются при возникновении мутаций на I - II этапах органогенеза. Мутационные события на более поздних стадиях онтогенеза ведут к возникновению более мелких секторов мутантных тканей в пределах побега, соцветия, пыльника (Шевченко, Гриних, 1981).

В нашем материале у растений НСТ 8 и НСТ 41 по плоидности различались побеги. В то же время выявлена миксоплоидность и в пределах отдельных метёлок.

Полученные данные указывают на то, что у исследованных растений нарушения в работе митотического аппарата клеток происходили в разные моменты онтогенеза, как и у описанного ранее химерного растения *Pennisetum americanum* (Rao, Nirmala, 1986).

К сожалению, представленные данные не позволяют сделать вывод о причинах возникновения миксоплоидности в исследованном материале. Но можно предположить, что здесь действуют механизмы, аналогичные тем, которые действуют у апомиктических растений, у которых некоторые авторы наблюдали нестабильность уровня плоидности в соматических тканях (Полумордвинова, 1984; Лебедева, 1985; Кашии и др, 2000), тем более, что для сорго свойственен апомиксис в его факультативном проявлении.

ЛИТЕРАТУРА

Кашин А.С., Залесная С.А., Титовец В.В. Потенциал формообразования агамного комплекса *Pilosella*. Геномная изменчивость в популяциях и потомстве отдельных растений // Ботан.журн., 2000. - Т.85. - N 12. - С.13-28.

Кунах В.А. Геномная изменчивость соматических клеток растений и факторы, регулирующие этот процесс // Цитология и генетика., 1980. -Т 14. - N 1. - С. 73-81.

Лебедева С.К. Полиплоидия, анеуплоидия и миксоплоидия у мятлика лугового // Научно-техн. Биол. ВИРа., Л.: 1985. - Вып. 155 - С.39-40.

Малецкий С.И., Малецкая Е.И. Самофертильность и агамоспермия у сахарной свёклы (*Beta vulgaris* L.) // Генетика, 1996. - Т.32. - № 12. - С.1643-1650.

Машталер С.Г., Чеченева Т.Н. Исследование потомства диплоидов ржи в тетраплоидной популяции. // Цитология и генетика, 1975.- Т. 9. - N 4.- С. 353-356.

Петрушина М.П. Структурные мутации хромосом и общая фертильность у аутополиплоидов сахарной свёклы.// IV Всесоюзное совещание по полиплоидии.- Киев : Наукова Думка.- 1975.- С.94.

Полумордвинова И.В. Применение методов цитологического и эмбриологического анализа в селекционной работе //Селекция овощных культур. М.: 1984. - С.87-95.

Цветова М.И. Изучение закономерностей экспериментальной полиплоидии у сорго: автореф. дисс...канд. биол. наук. СПб. ВИР, 1997. - 16 с.

Шевченко В.В., Гриних Л.И. Химерность у растений. М.: Наука, 1981. - 212 с.

Щербак С.В. Особенности митоза автотетраплоидов риса.// IV съезд ВОГИС. М. - 1982. - Ч.3. - 275 с.

Duara B.N., Stebbins G.L.Jr. A polyhaploid obtained from a hybrid derivative of *Sorghum halepense* x *S. vulgare* var. *sudanense*.// Genetics.-1952.- 37.- P. 369 - 374.

Muntzing A., Prakken R. Chromosomal abberations in rye populations// Hereditas. 1941. V.27. № 3/4. P.273-308.

Nemec B. Das Problem der Befruchtungsvorgange und andere zytologische Fragen. Berlin : Borntraeger, 1910. 216 S.

Prakash N.S.,I.akshmi N.,Harini I. A note on spontaneous mixoplpid Capsicum // Current Science. 1988. V.57. № 8. P.435-436.

Raman V.S., Krishnaswami N. A chromosomal chimera in *S. halepense* (Linn.) // Indian J. of Agric.Sci. 1955. V.25. № 1. P.-50-54

Rao P. N., Nirmala A. Chromosome numerical mosaicism in pearl millet (*Pennisrtum americanum* (L.) Leeke) // Can.J. Genet.Cytol. 1986. V.28. P.203-206