

СОСТАВ ПОПУЛЯЦИИ СЕРИИ МОНОСОМНЫХ ЛИНИЙ СОРТА ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ МИЛЬТУРУМ 553

Жарков Н.А.

РАН ФГБНУ «Сибирский научно-исследовательский институт сельского хозяйства», Омск, e-mail: sibniish@bk.ru

Проведен цитологический анализ состава популяции растений в самоопыленном потомстве серии моносомных линий сорта яровой мягкой пшеницы Мильтурум 553 по уровню пloidности их генотипов. По результатам исследований в ее состав входили дисомики ($2n = 42$), моносомики ($2n = 41$), нуллисомики ($2n = 40$), растения с телоцентрической хромосомой ($2n = 40 + t$), гипо- и гиперанеуплоиды. Процентное соотношение растений с различным уровнем пloidности их генотипов существенно варьировало по линиям. Наибольшее количество моносомиков наблюдалось в потомстве растений, моносомных по хромосомам 3D, 4D и 6D, а наименьшее – 2A, 3A и 4B. Процентное содержание дисомиков ($2n = 42$) в популяции, как правило, находилось в обратно-пропорциональной зависимости от выхода моносомиков. Линии моносомной серии сорта Мильтурум 553 в значительной степени различались между собой по выходу нуллисомиков ($2n = 40$). Необычайно высокая их частота (21,33 %) наблюдалась в потомстве моносомиков по 4B хромосоме. В общем итоге частота появления моносомиков, дисомиков и нуллисомиков у данного сорта, при включении в состав моносомиков растений с изо- и телоцентрической хромосомой а в состав дисомиков – с гетероморфным бивалентом ($2n = 41+t$), оказалась близка к расчетным величинам Э. Сирса и составила в среднем по серии 73,25; 22,08; 2,40 процентов соответственно.

Ключевые слова: пшеница, моносомная серия, популяция, моносомик, дисомик, нуллисомик, хромосома.

THE POPULATION STRUCTURE OF SERIES MONOSOMIC LINES OF SPRING SOFT WHEAT VARIETY MILTURUM 553

Zharkov N.A.

Russian Academy of Sciences «The Siberian research institute of agriculture», Omsk, e-mail: sibniish@bk.ru

The cytologic analysis of population structure in the self-pollinated progeny of series monosomic lines of spring soft wheat variety Milturum 553 according level of a ploidnost of their genotypes is carried out. By results of researches into its structure entered disomics ($2n = 42$), monosomics ($2n = 41$), nullisomics ($2n = 40$), plants with a telotsentric chromosome ($2n = 40 + t$), hypo - and hyper aneuploids. The percentage ratio of plants with various level of a ploidnost of their genotypes essentially varied on lines. The greatest number monosomics was observed in progeny of plants monosomic on chromosomes 3D, 4D and 6D, and the smallest – 2A, 3A and 4B. Percentage disomics ($2n = 42$) in population, as a rule, was inversely proportional dependence on quantity of monosomics. Lines of a monosomy series of variety Milturum 553 substantially differed among themselves on quantity nullisomics ($2n = 40$). Extraordinary their high frequency (21,33 %) was observed in progeny monosomic on 4B chromosome. In the general result frequency of monosomics, disomics and nullisomics at this variety, at inclusion in structure monosomics plants with a telotsentric chromosome and in structure disomics – with heteromorph bivalent ($2n = 41+t$), is close to E.Sirsa's settlements sizes and was average on a series 73,25; 22,08; 2,40 percent, respectively.

Keywords: wheat, monosomic series, population, monosomic, disomic, nullisomic, chromosome.

Мягкая яровая пшеница является аллогексаплоидом и включает в себя три генома: А, В и D. В состав каждого генома входит по семь пар хромосом. Общее же количество хромосом в генотипе мягкой пшеницы равно 42, или $2n = 6x = 42$.

Первоначально хромосомы мягкой пшеницы обозначались римскими цифрами от I до XXI. Позднее их было предложено обозначать арабскими цифрами с указанием принадлежности к геному. Общая нумерация хромосом генома *Triticum aestivum* L. выглядит следующим образом:

Гомеологическая группа	A геном	B геном	D геном
1	1A – XIV	1B - I	1D - XVII
2	2A – XIII	2B - II	2D - XX
3	3A – XII	3B - III	3D - XVI
4	4A – IV	4B - VIII	4D - XV
5	5A – IX	5B - V	5D - XVIII
6	6A – VI	6B - X	6D - XIX
7	7A – XI	7B - VII	7D – XXI

Хромосомы, принадлежащие к разным геномам, но входящие в одну гомеологическую группу, обладают сходным генетическим материалом. В случае утраты одной дозы хромосомы гомеологи способны частично генетически компенсировать ее отсутствие. В результате такое моносомное растение сохраняет свою жизнеспособность и фертильность. Это свойство было использовано Э. Сирсом, который на базе сорта яровой мягкой пшеницы Чайниз Спринг создал серию моносомных линий [5]. Позднее аналогичные серии были получены и по другим коммерческим сортам пшеницы [8]. В частности такой набор линий создан и по сорту яровой мягкой пшеницы Мильтурум 553 [2].

При самоопылении моносомных растений формируется два типа мужских и женских гамет: с 21 и 20 хромосомами. Их различное сочетание приводит к формированию смешенного потомства, состоящего из дисомиков ($2n = 42$), моносомиков ($2n-1$) и нуллисомиков ($2n-2$). Э. Сирс [6], анализируя функциональную активность нормальных и 20-хромосомных гамет, вычислил частоту появления данных форм, которая составила 24, 73 и 3 процента соответственно. Создание серий анеуплоидных линий по другим сортам позволило изучить роль генотипа в формировании жизнеспособных гамет с различным числом хромосом. Среди данных литературы отмечается как отсутствие влияния сорта на средний процент выхода 41-хромосомных растений [1], так и наличие факта существенного отклонения частоты нули-, моно- и дисомных растений от принятого стандарта [4]. Наличие подобного рода разногласий послужило основанием для проведения изучения состава популяции вновь созданной серии моносомных линий пшеницы.

Материал и методы исследования

В качестве объекта исследования использовали созданную серию цитологически идентифицированных моносомных линий по сорту яровой мягкой пшеницы Мильтурум 553. Закладка и проведение опыта осуществлялась в строго контролируемых условиях (теплица) в зимне-весенний период. Посев семенного материала проводился в сосуды. Повторность четырехкратная. По каждому варианту в повторности высевали 20 зерен (по 5 зерен в сосуд). Сосуды в пределах линии располагались в один ряд (по 4 сосуда). Ряды по стеллажу

размещались рендомизированно. Растения выращивали при 17 часовом освещении. Дополнительное досвечивание осуществляли лампами ДРЛФ-400. В процессе вегетации освещенность увеличивали с 8–10 тысяч люкс (посев – всходы) до 12–18 тысяч люкс (цветение – восковая спелость). Температурный цикл поддерживался в начальный период 18/16 °С, на более поздних этапах развития – 22/18 °С. Полив осуществлялся через день, до полного насыщения почвы. Влажность воздуха поддерживалась в пределах 50–70 %.

В межфазный период выход в трубку – колошение проводили фиксацию микроспороцитов. Для этого с каждого растения брали по одному колосу. В качестве фиксаторов использовали смеси Ньюкомера [3]. Идентификацию растений проводили путем цитологического анализа метафазы I на временных давленных ацетокарминовых препаратах с помощью микроскопа МБИ-3.

Результаты исследований и обсуждение

Изучение потомства самоопыленных моносомных линий Мильтурум 553 показало, что частота появления моносомиков, дисомиков и нуллисомиков у данного сорта при включении в состав моносомиков растений с изо- и телоцентрической хромосомой, а в состав дисомиков – с гетероморфным бивалентом ($2n = 41+t$) оказалась близка к расчетным величинам Э. Сирса [6] и составила в среднем по серии 73,25; 22,08; 2,40 процентов соответственно. Кроме трех вышеуказанных форм, в состав популяции моносомных линий входили и растения, которые по хромосомному составу можно отнести к гипо- и гиперанеуплоидам. На их долю приходится 2,27 % общей совокупности популяции моносомных линий.

Моносомные растения по своим морфологическим признакам, как правило, не отличались от сестринских дисомиков и рекуррентного родителя Мильтурум 553. Исключение составили линии пятой гомеологичной группы и линия 2A. Отсутствие одной дозы хромосомы 5A вызывало спельтоидность, а хромосом 5B и 5D – увеличение плотности колоса до уровня, улавливаемого визуально. Растения, моносомные по 2A хромосоме, имели более светлую окраску зерна.

Нуллисомные растения по сравнению с моносомниками и дисомниками обладали определенной депрессией выраженности фенотипических признаков (рис.). Отсутствие одной пары хромосом, в подавляющем большинстве случаев, приводило к уменьшению толщины стебля и площади листовой пластинки, деформации колоса. Растения, нуллисомные по хромосоме 5A, имели спельтоидную форму колоса с хорошо развитыми остями, что указывает на наличие в ней генов Q и ингибитора образования остей (B1). Выделенные 40-хромосомные формы в основном были стерильны.

Гипо- и гиперанеуплоиды по своим фенотипическим признакам существенно различались между собой. В зависимости от хромосомного состава они обладали сходством

либо с нуллисомными растениями, либо с моносомиками и сестринскими дисомиками. В состав данной группы вошли трисомики ($2n=43$), двойные моносомики ($19'' + 2'$), нуллимоносомики ($19'' + 1'$), растения, имеющие на фоне генотипа с 17 и 18 бивалентами тройной набор одной хромосомы при гемизиготном состоянии двух других ($17''' + 1''' + 2'$ и $18'' + 1''' + 2'$). Кроме того, сюда же вошли два гаплоида, выделенные из моносомной популяции по хромосомам 7A и 5B. У одного из них (7A) $2n = 20$.



Нуллисомные растения, выделенные цитологическим путем из популяции моносомных линий сорта Мильтурум 553

По результатам проведенных исследований в состав популяции моносомных линий входили дисомики ($2n= 42$), моносомики ($2n= 41$), нуллисомик ($2n= 40$), растения с телоцентрической хромосомой ($2n= 40 + t$), гипо- и гиперанеуплоиды. Процентное соотношение растений с различным уровнем ploидности их генотипов существенно варьировало по линиям (таблица).

Как видно из таблицы, наибольшее количество моносомиков наблюдалось в потомстве растений, моносомных по хромосомам 3D, 4D и 6D, а наименьшее – 2A, 3A и 4B. Спутничные хромосомы 1B и 6B, имевшие «критическое» положение у сорта Чайниз Спринг [7], в данном случае занимали промежуточное положение. В целом же сорт Мильтурум 553 имел более высокий процент выхода моносомиков, чем Чайниз Спринг. Так, если по данным К. Цуневаки [7] серия Чайниз Спринг включала в себя 70,1 % анеуплоидов данного типа, то

у анализируемого сорта этот показатель составил 77,1 %.

Частота и типы анеуплоидных форм в потомстве самоопыленных моносомных линий сорта
Мильтурум 553

Линия, моносомная по хромосоме	Количество проанализи- рованных растений, шт.	Процент				
		моносомик ов	дисомиков	нуллисомик ов	растений с телоцентри- ческой хромосомо- й	гипо- и гиперанеуп- лоиды
1A	76	72,37	23,88	1,31	1,31	1,31
1B	71	76,06	15,49	1,41	5,63	1,41
1D	74	68,92	28,38	0,00	0,00	2,70
2A	71	60,56	30,99	1,41	1,41	5,63
2B	68	76,47	20,59	0,00	1,47	1,47
2D	73	71,23	28,77	0,00	0,00	0,00
3A	72	65,28	33,33	1,39	0,00	0,00
3B	77	70,13	20,78	7,79	0,00	1,30
3D	76	84,21	15,79	0,00	0,00	0,00
4A	74	70,27	28,37	0,00	0,00	1,35
4B	75	38,67	34,67	21,33	2,67	2,67
4D	75	82,67	16,00	0,00	0,00	1,33
5A	70	57,14	12,86	1,43	7,14	21,43
5B	70	77,14	18,57	0,00	2,86	1,43
5D	71	77,46	21,13	0,00	1,41	0,00
6A	72	75,0	22,22	1,39	0,00	1,39
6B	78	74,36	23,08	0,00	2,56	0,00
6D	74	82,43	17,57	0,00	0,00	0,00
7A	73	72,60	19,18	6,85	0,00	1,37
7B	74	77,03	16,22	5,40	0,00	1,35
7D	76	80,26	15,79	0,00	1,32	2,63
A	508	67,60	24,40	1,97	1,41	4,64
B	513	69,98	21,34	5,13	2,17	1,38
D	519	78,23	20,42	0,00	0,39	0,96
X ср.	1540	71,95	22,08	2,40	1,30	2,27

Процентное содержание дисомиков ($2n = 42$) в популяции, как правило, находилось в обратно-пропорциональной зависимости от выхода моносомиков. Касаясь характеристики двух этих групп анеуплоидов, следует отметить, что как среди моносомиков, так и сестринских дисомиков встречались генотипы, которые в метафазе I мейоза имели гетероморфный бивалент. Причем, если для моносомной части популяции такие растения были единичными, то среди дисомиков они встречались довольно часто.

Линии моносомной серии сорта Мильтурум 553 в значительной степени различались между собой по выходу нуллисомиков ($2n = 40$). Необычайно высокая их частота (21,33 %) наблюдалась в потомстве моносомиков по 4B хромосоме. Фактически полученные данные в этом случае очень близки к теоретически ожидаемым расчетам, согласно которым при

различном сочетании гамет 25 % должно быть 40-хромосомных растений. Исходя из этого, можно сделать вывод, что практически все мужские гаметы с недостающей одной хромосомой (4В) обладали функциональной активностью. Высокая частота их передачи через пыльцу свидетельствует о низком вкладе 4В в постмейотические процессы, а снижение выхода аналогичных женских гамет говорит об особой ее роли в процессах, предшествующих оплодотворению. Очевидно, эти два явления каким-то образом связаны между собой.

Кроме как по 4В хромосоме, значительное количество анеуплоидов данного типа наблюдалось в самоопыленном потомстве моно-7А (6,85 %), моно-7В (5,40 %) и моно-3В (7,79 %). Согласно таблице нуллисомные растения присутствовали во всех линиях генома А (кроме 4А). Подобные генотипы не были выделены по трем хромосомам генома В (2В, 5В, 6В) и ни по одной из хромосом генома D. Однако отсутствие нуллисомиков в данном материале вовсе не исключает возможность их появления в других случаях. Так из урожая полевого опыта дополнительно было выделено 40-хромосомные растения по линиям 6В, 4D и 6D.

Группа анеуплоидов, представленная в таблице под общим заголовком: «Растения с телоцентрической хромосомой», включает в себя монотелосомики ($20'' + t'$), моноизосомик ($20'' + 1$ изохромосома) и дителлосомики ($20'' + t''$). Их появление связано с поперечным делением центромеры унивалентных хромосом, возникающем при макро- и микроспорогенезе. Чаще всего растения с телоцентриками наблюдались в случае гемизиготного состояния хромосом 5А (7,14 %) и 1В (5,63 %). Высокую частоту выщепления аналогичных форм имела имносомная линия 4В. Причем 26,92 % растений ее дисомной части популяции обладали гетероморфным бивалентом. Генотипы с телоцентрическими хромосомами были выделены по 4 линиям генома А (1А, 2А, 4А, 5А), 5 линиям генома В (1В, 2В, 4В, 5В, 6В) и 2 линиям генома D (5D, 7D). Все представители пятой гомеологической группы имели данный тип анеуплоидов.

Моносомики, дисомики, нуллисомики и растения с телоцентриками можно отнести к одной совокупности форм, происхождение которых связано с поведением унивалентной хромосомы. Совсем иную ассоциацию представляют гипо- и гиперанеуплоиды. Их возникновение являлось не только прямым следствием моносомного состояния исходного родителя, но и было вызвано нарушениями правильного расхождения парных хромосом. Более часто анеуплоиды второго типа встречались у линий генома А (табл.). Особое место в этом плане занимает 5А. Более 5% самоопыленного потомства данной линии составляли двойные моносомики. В их число входили и растения, у которых наряду с нормальным унивалентом, находилась в гемизиготном состоянии и телоцентрическая хромосома. Более

значительную часть популяции (10 %) занимали генотипы, имеющие 19 хромосом в двойном наборе, 1 хромосому – в тройном наборе и один унивалент ($19'' + 1''' + 1'$). Линии 5А принадлежат и формы со столь необычным набором хромосом как $18'' + 1''' + 2'$ и $17'' + 1''' + 1'$. Их доля в общей совокупности растений моно-5А оказалась также высока и составила 4,29 %. По результатам проведенных исследований можно сделать вывод, что из всего проанализированного набора моносомная линия по хромосоме 5А обладала самым широким спектром анеуплоидных форм, что указывает на ее особое место в организации процесса деления клеток.

Таким образом, серия моносомных линий Мильтурум 553 наряду с общими закономерностями формирования различных анеуплоидных форм в самоопыленном потомстве имеет и свои особенности, которые должны учитываться при ее практическом использовании.

Списки литературы

1. Бессараб К.С. Цитогенетика моносомных серий мягкой пшеницы: автореф. дис... канд. биол. наук: 03.00.15. – Л., 1984. – 16 с.
2. Новая серия моносомных линий мягкой пшеницы Мильтурум 553 / Р.А. Цильке, И.А. Цильке, Н.А. Жарков, Л.П. Присяжная // Доклады Всесоюзной академии с/х. наук им. В.И. Ленина. – 1980. – № 7. – С. 5-7.
3. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений /З.П. Паушева. – М.: Колос, 1974. – 288 с.
4. Яцевич А.П. Создание серии моносомных линий яровой пшеницы Опал, ее изучение и использование в генетико-селекционных исследованиях: автореф. дис... канд. биол. наук: 03.00.15. – Минск, 1987. – 19 с.
5. Sears E.R. The aneuploids of common wheat / E.R. Sears // Missouri Agr. Exp. Stat. Res. Bull. – 1954. – No. 572. – P. 1-58.
6. Sears E.R. Nullisomic analysis in common wheat / E.R. Sears // Am/ Nat. – 1953. – Vol. 87. – P. 245-252.
7. Tsunewaki K. The transmission of the monosomic condition in a wheat variety Cheines Spring. II. Critical analysis of nine year records / R. Tsunewaki // Jap. J. Genet. – 1964. – Vol. 38, No.4. – P. 270-281.
8. Worland A.J. Catalogue of monosomic series / A.J. Worland // Proceed. 7th Intern. Wheat Genet. Symp. – Cambridge, 1988. – Vol.2. – P. 1399-1403.