

КЛЕТОЧНАЯ БИОЛОГИЯ И ГЕНЕТИКА

Научная статья

УДК 575.222.7:577.2

doi: 10.17223/19988591/58/6

Особенности мужского мейоза на примере четырех сортов овса посевного (*Avena sativa* L.), возделываемых в условиях Центральной Якутии

Лидия Владимировна Петрова¹, Юрий Владимирович Сидорчук²

¹ Якутский научно-исследовательский институт сельского хозяйства
им. М.Г. Сафронова, Якутск, Россия, pelidia@yandex.ru

² Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики СО РАН,
Новосибирск, Россия, sidorch@bionet.nsc.ru

Аннотация. Проведена оценка особенностей протекания мужского мейоза – цитологического процесса, лежащего в основе формирования гамет и в значительной степени определяющего дальнейшее формирование полноценного семени, в сложных агроклиматических условиях Центральной Якутии на примере четырех сортов овса посевного ($2n=6x=42$). Установлено, что для большинства микроспороцитов у всех четырех исследуемых сортов овса посевного цитологическая картина мейоза соответствовала консервативному сценарию, характерному для однодольных растений. Показано, что отклонения от общей цитологической картины мейоза однодольных выявлялись с различной частотой только в части микроспороцитов на стадии первого деления мейоза. Представлена цитологическая картина выявленных отклонений мужского мейоза среди исследуемых сортов овса посевного. Наиболее часто среди всех выявленных отклонений среди анализируемых сортов овса посевного был представлен пикноз ядер. Обнаружено, что такие отклонения, как цитомиксис, образование мостов и появление неориентированных бивалентов, встречались с различной частотой у всех сортов овса, тогда как несинхронное деление, отставание бивалентов и деструктивный цитомиксис встречались лишь в единичных случаях у отдельных сортов. Установлено, что выявленные нарушения мейоза не оказывали существенного влияния на снижение фертильности пыльцы.

Ключевые слова: овес посевной, *Avena sativa*, цитологический анализ, мейоз, микроспорогенез, цитомиксис

Источник финансирования: исследования проведены в ходе выполнения государственного задания № FWRS-2021-0006.

Для цитирования: Петрова Л.В., Сидорчук Ю.В. Особенности мужского мейоза на примере четырех сортов овса посевного (*Avena sativa* L.), возделываемых в условиях Центральной Якутии // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2022. № 58. С. 113–127. doi: 10.17223/19988591/58/6

Male Meiosis Peculiarities of Four Oat (*Avena sativa* L.) Varieties Cultivated in Central Yakutia

Lidia V. Petrova¹, Yuriy V. Sidorchuk²

¹ M.G. Safronov Yakut Scientific Research Institute of Agriculture,
Yakutsk, Russian Federation, pelidia@yandex.ru

² The Federal Research Center Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the
Russian Academy of Sciences; Novosibirsk, Russian Federation, sidorch@bionet.nsc.ru

Summary. Extreme environmental factors decrease seed setting and form unseeded or thinning panicles. Since meiosis underlies formation of gametes, it largely determines further processes associated with pollination, fertilization and development of a full-fledged seed. In this regard, studies meant to identify the peculiarities of male meiosis for plants cultivated in the severe natural and climatic conditions of Central Yakutia are relevant and of particular interest. The goal of this study was to identify the characteristics of male meiosis in oat (*Avena sativa* L.) varieties adapted to local conditions. We should emphasize that no studies of meiosis in common oats under the conditions of Central Yakutia have been performed earlier.

We used four varieties of common oats (Pokrovsky, Vilensky, Pokrovsky 9, and Khibiny 2) as study material. All the varieties under analysis were hexaploids ($2n = 6x = 42$). The studies were conducted in 2020 at the Pokrovsky Department of Yakut Research Institute of Agriculture, in Khangalassky ulus of the Republic of Sakha (Yakutia) located in the middle taiga zone. The weather and climatic conditions during the growing season were characterized by an insufficient provision of soil with productive moisture at the early phases of grain and forage crop growth and development. To analyze meiosis, we used oat spikelets sampled when they were emerging into the tube. The spikelets were fixed on June 25-27, 2020 in duplicate using Carnoy's solution. We analyzed microsporogenesis and pollen fertility on the temporary squashed preparations of meiocytes using the generally accepted method with 4% acetocarmine staining. The results were statistically processed using Statistica 7.0 (StatSoft, Inc., USA). The samples were compared through one-way ANOVA.

The general cytological picture of meiosis in the oat varieties under study mostly corresponded to the conservative scenario typical of monocotyledonous plants. However, all the oat varieties showed some deviations from the general meiosis pattern. One of such deviations was cytomixis – chromatin migration as part of nuclei between microsporocytes through one or several cytotoxic channels (Fig. 1, 2). As a rule, the phenomenon of cytomixis in microsporocytes was observed at middle prophase I at the pachytene stage (Fig. 1). Nuclei migration was also observed at late prophase I, for example, at the diplotene stage. Chromatin movement between two adjacent microsporocytes clearly correlated with the formation of micronuclei and cytoplasts. Quite often, this process was also accompanied by nuclei pycnosis (Fig. 2). We should note that rarely we observed massive destructive cytomixis in microsporocytes and tapetum cells. When studying common oat cultivars, we also found microsporocytes with separately lying bivalents that were not included in the metaphase plate (Fig. 2), as well as chromosomal bridges (Fig. 2) at the anaphase-telophase I stage. The proportion of microsporocytes with meiotic deviations in all the four cultivars was small (Fig. 3) and varied from 2.99 to 3.23% (Table 1). We found no consequences of the revealed deviations at the tetrad stage. Probably, either most deviations were compensated for by intracellular mechanisms or defective

microsporocytes were excluded from the microsporogenesis and eliminated. Besides, these deviations of meiosis did not significantly decrease pollen fertility (Table 1). The results indicate that the observed deviations of meiosis do not significantly contribute to seed formation in such an important grain fodder crop as common oats in the climatic conditions of Central Yakutia.

The article contains 3 Figures, 2 Tables, 27 References.

Keywords: common oat, *Avena sativa*, cytological analysis, meiosis, microsporogenesis, cytomixis

Funding: The research was carried out in the course of fulfilling the state assignment № FWRS-2021-0006.

For citation: Petrova LV, Sidorchuk YuV. Male Meiosis Peculiarities of Four Oat (*Avena sativa* L.) Varieties Cultivated in Central Yakutia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2022;58:113-127. doi: 10.17223/19988591/58/6

Введение

Основой развития земледелия в экстремальных условиях Якутии являются зернофуражные культуры как наиболее приспособленные к условиям местного климата. Климатические особенности этого региона характеризуются коротким вегетационным периодом, недостаточным количеством тепла и влаги в критические фазы вегетации растений, а также близким залеганием многолетней мерзлоты. Из ограниченного набора сельскохозяйственных культур, возделываемых в зоне многолетней мерзлоты на кормовые цели, именно овес является ведущей зернофуражной культурой. Привлекательность этой культуры для развития животноводства в республике обуславливается тем, что имеющиеся площади естественных кормовых угодий малопродуктивны и их использование в качестве кормовой базы весьма ограничено. Решение этой проблемы может быть достигнуто за счет увеличения посевных площадей сортов овса, максимально адаптированных к сложным агроклиматическим условиям возделывания сельскохозяйственных культур в данном регионе [1].

В условиях Центральной Якутии возделываемые сорта овса, в том числе местной селекции, относящиеся к виду *Avena sativa* L., максимально приспособлены к резко континентальному климату, устойчивы к весенней засухе и раннему наступлению заморозков. В связи с приоритетным направлением выращивания овса не только кормового, но и зернового направления использования проблема формирования полноценного семени в этих условиях приобретает особое значение.

Исходя из многолетнего опыта возделывания сортов овса в условиях Центральной Якутии [2], следует отметить, что в некоторые годы наблюдается сильное израстание растений, связанное с формированием дополнительных вегетативных побегов (подгонов), что в значительной степени осложняет уборку и снижает качество зерна у этой культуры. Условия засушливых лет приводят к снижению завязываемости семян и формированию череззерницы или изреженности метелки. Недостаток влаги в период

начала формирования метелки и закладки генеративных органов оказывает негативное воздействие на протекание мейоза, формирование гамет и начало образования полноценной зерновки у овса посевного. Именно в основе формирования зерновки, обусловленной нормальным развитием мужского и женского гаметофитов, заложены потенциальная продуктивность и образование будущих урожаев этой культуры.

Влияние различных факторов внешней среды, в особенности экстремальных, на нормальное протекание мейоза у различных видов растений привлекало внимание многих исследователей [3–7]. Попытки выявления особенностей мейоза у культивируемых сортов, а также у растений в природных популяциях овса в различных климатических условиях предпринимались многими исследовательскими группами [9–12]. Выявлены корреляции между частотами аномалий на различных стадиях мейоза и фертильностью пыльцы среди 12 сортов *Avena sativa* L. местной селекции, культивируемых в южных районах Бразилии [9]. Под воздействием теплового стресса отмечено возрастание мейотических аномалий при формировании микроспороцитов среди исследуемых четырех сортов пшеницы, что коррелировало со значительным снижением завязываемости семян [13]. Воздействие низких температур на развитие мужских генеративных органов у растений, в том числе и на протекание микроспорогенеза, рассмотрено в обзоре [14].

Поскольку процесс мейоза лежит в основе формирования гамет, от него в значительной степени зависят дальнейшие процессы, связанные с опылением, оплодотворением и развитием полноценного семени. В связи с этим исследования, направленные на выявление особенностей мужского мейоза при выращивании растений в сложных природно-климатических условиях Центральной Якутии, являются актуальными и представляют особый интерес. Целью данного исследования послужило выявление особенностей протекания мейоза в пыльниках овса посевного на примере возделываемых в этих условиях четырех сортов овса посевного. Следует подчеркнуть, что ранее исследования особенностей протекания мейоза у овса посевного в сложных агроклиматических условиях Центральной Якутии не проводились.

Материалы и методика исследования

Материалом для исследований послужили четыре сорта овса посевного: Покровский, Виленский, Покровский 9 и Хибини 2, адаптированные к местным условиям Центральной Якутии [2]. Исследуемые сорта включены в Государственный реестр селекционных достижений по Восточно-Сибирскому региону. Все анализируемые сорта относятся к гексаплоидам ($2n=6x=42$).

Исследования проведены в 2020 г. в Покровском подразделении Якутского НИИ сельского хозяйства в условиях Хангаласского улуса Республики Саха (Якутия), расположенного в зоне средней тайги. Учетная площадь питомников конкурсного сортоиспытания 25 м^2 в четырехкратной повторности с рандомизированным методом размещения.

Метеорологические условия 2020 г. в Хангаласском районе Республики Саха (Якутия) по данным метеостанции г. Покровска, по сумме активных температур выше 10 °С составило 1 706,3 °С против 1 565,3 °С средней многолетней нормы, осадков за данный период выпало в 1,5 раза меньше нормы (78,9 мм против 121,0 мм). В целом гидротермический коэффициент составил за 2020 г. 0,46, что ниже нормы почти в 2 раза (ГТК средней многолетней нормы 0,7), поэтому 2020 г. по метеоданным характеризуется как засушливый, а местами сухой, теплый в дневное время суток и прохладный в ночное время суток.

Погодно-климатические условия в вегетационный период 2020 г. характеризовались недостаточным обеспечением почвы продуктивной влагой в ранние фазы роста и развития зерновых и зернофуражных культур. Весенний период 2020 г. характеризовался теплой, относительно солнечной погодой со средней температурой воздуха в мае +8,0 °С, что на 2,6 °С было выше среднемноголетней нормы и небольшим количеством осадков (11,1 мм при норме 20 мм). К моменту фиксации метелок овса для проведения цитологического анализа (последняя декада июня) сохранялась теплая погода (со среднемесячной температурой +20,1 °С, что выше нормы на 3,8 °С и сохранением дефицита осадков – 36 мм при среднемноголетнем показателе в 43 мм).

Для анализа мейоза использовали колоски *Avena sativa* L., собранные в фазе выхода в трубку. Фиксацию проводили 25–27 июня 2020 г. Колоски собирали с 10–12 растений каждого образца в двукратной повторности и помещали в упрощенный фиксатор Карнуа (3 части 96%-ного этанола и 1 часть ледяной уксусной кислоты). Продолжительность фиксации – одни сутки. После фиксации растительный материал дважды промывали 70%-ным этанолом в течение 2–3 ч и хранили в 70%-ном этаноле при 4 °С.

Анализ микроспорогенеза проводили на временных давленных препаратах мейоцитов по общепринятой методике с окрашиванием 4%-ным ацетокармином [15] (Паушева, 1988). Анализировали пыльники 3–5 цветков с растения. Для приготовления препаратов использовали по три пыльника, взятые из каждого цветка. Зафиксированные пыльники помещали на предметное стекло, разрезали их скальпелем поперек и после этого сверху наносили каплю ацетокармина. Окрашивание проводили в течение 5–15 мин и после этого с помощью препаровальных игл из пыльников выдавливали мейоциты. Оболочки пыльников удаляли, мейоциты в капле ацетокармина покрывали сверху покровным стеклом и исследовали на микроскопе Aksioskop 2 plus при увеличении 100×. Микрофотографии делали с помощью фотонасадки AxioCam ERc 5s (Zeiss). Фертильность пыльцы оценивали по соотношению окрашенных и неокрашенных 4%-ным ацетокармином пыльцевых зерен по общепринятой методике [15]. Статистическую обработку результатов проводили при помощи программ Statistica 7.0 («StatSoft. Inc.», США) и Microsoft Excel 2010. Выборки сравнивали методом однофакторного дисперсного анализа (ANOVA).

Результаты и обсуждение

Общая цитологическая картина мейоза для всех четырех исследуемых сортов овса в подавляющем большинстве микроспороцитов соответствовала консервативному сценарию (данные не представлены), характерному для однодольных растений [16]. Это касалось не только цикла ядра и хромосом, но также динамики микротрубочкового цитоскелета и мембран. Однако в части микроспороцитов у всех сортов овса были отмечены некоторые отклонения от общей картины протекания мейоза.

На рис. 1 представлена цитологическая картина отклонений от нормального протекания мейоза (стадия профазы первого деления) у исследуемых сортов овса, связанная с цитомиксисом – перемещением хроматина в составе ядер между клетками по цитомиктическим каналам.

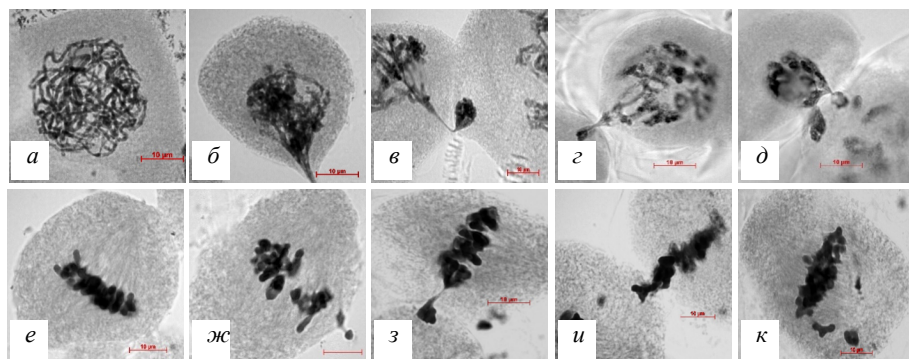


Рис. 1. Цитомиксис в первом делении мейоза у *A. sativa*:

a – средняя профазы I (пахитена) в норме; *б–д* – цитомиксис на стадии средней-поздней профазы I; *е* – метафаза I в норме; *ж–и* – цитомиксис на стадии метафазы I; *к* – отдельно лежащие хромосомы на стадии метафазы I. Масштабная линейка – 10 мкм

[Fig. 1. Cytomixis in the first meiotic division in *A. sativa*:

a – middle prophase I (pachytene) in the normal cells; *b–e* – cytomixis at the stage of middle-late prophase I; *f* – metaphase I in the normal cells; *g–i* – cytomixis at the stage of metaphase I, *j* – separately lying chromosomes at the stage of metaphase I. Scale bar – 10 µm]

Профаза первого деления мейоза является самой длительной стадией мейоза. В норме на этой стадии происходит реорганизация хромосом с формированием зиготенного букета и последующей конденсацией хроматина в средней (рис. 1, *a–в*) и поздней профазе (рис. 1, *г, д*), завершающейся образованием бивалентов. Как правило, явление цитомиксиса в микроспороцитах исследуемых видов овса наблюдалось уже в средней профазе I на стадии пахитены (рис. 1, *б, в*). Начинаясь процесс с вытягивания ядра в сторону цитомиктического канала (рис. 1, *б*). Затем часть ядра вместе с содержащимся в нём хроматином проникала в цитомиктический канал и, соответственно, в соседнюю клетку, формируя в ней микроядро (рис. 1, *в*). Миграцию ядер можно было наблюдать и в поздней профазе I, например, на стадии диплотены (рис. 1, *г*). В результате цитомиксиса клетки оказывались соединены между собой тонким хроматиновым мостом (рис. 1, *в, г*).

Интенсивность перемещения ядер между соседними клетками, т.е. количество мигрирующего хроматина, могла быть очень разной. Чаще всего перемещение происходило по одному цитомиктическому каналу (рис. 1, б-г), но иногда ядра могли перемещаться по двум (рис. 1, д) и более каналам одновременно (рис. 2, а-в).

В норме после дезинтеграции ядерной оболочки наблюдалось построение метафазной пластинки и биполярного веретена деления, состоящего из интерзональных и кинетохорных микротрубочковых пучков (см. рис. 1, е). Интересно отметить, что в незначительной доле клеток цитомиксис обнаруживался на стадии метафазы 1, когда ядерная оболочка уже отсутствует (см. рис. 1, ж-и). В некоторых случаях на стадии метафазы 1 выявлялись клетки, в цитоплазме которых вне зоны метафазной пластинки лежали биваленты, хромосомы или их фрагменты (см. рис. 1, к). Можно предположить, что это последствия цитомиксиса, однако доказать это довольно трудно.

Перемещение хроматина между двумя соседними микроспороцитами по одному или нескольким цитомиктическим каналам четко коррелировало с картиной образования микроядер (рис. 2, а, б).

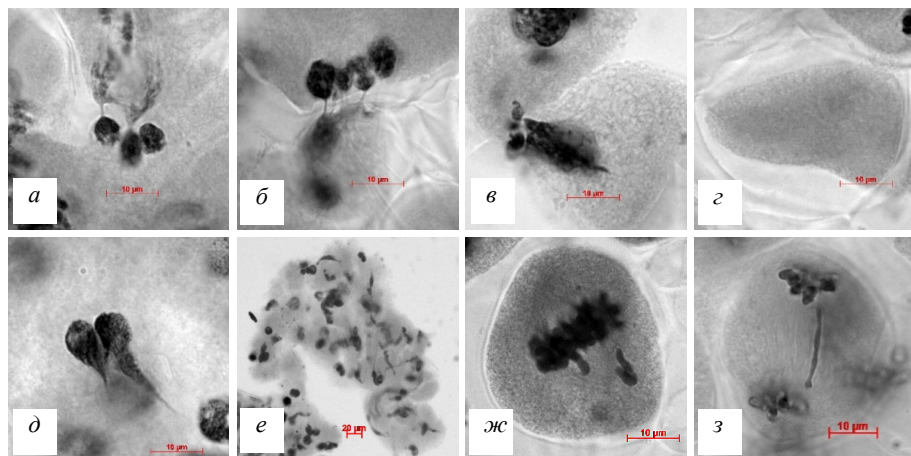


Рис. 2. Нарушения в первом делении мейоза в микроспороцитах и клетках тапетума *A. sativa*: а, б – миграция ядер одновременно по нескольким цитомиктическим каналам на стадии средней-поздней профазы 1, образование микроядер; в – пикноз ядра и цитомиксис на стадии средней-поздней профазы 1; г – цитопласт; д – цитомиксис в клетках тапетума; е – пикноз и массовый цитомиксис в микроспороцитах и клетках тапетума; ж – отставание хромосом в метафазе 1; з – хромосомный мост в поздней анафазе 1. Масштабная линейка – 10 мкм (а-д, ж, з); 20 мкм (е)

[Fig. 2. Disturbances in the first division of meiosis in microsporocytes and tapetum cells of *A. sativa*. а, б – simultaneous migration of nuclei along several cytomictic channels at the stage of middle-late prophase 1, formation of micronuclei; в – pycnosis of the nucleus and cytomixis at the stage of middle-late prophase 1; г – cytoplasm; д – cytomixis in tapetum cells; е – pycnosis and mass cytomixis in microsporocytes and tapetum cells; ж – lagging chromosomes in metaphase 1; з – chromosomal bridge in late anaphase 1. Scale bar - 10 μm (а-е, г, h); 20 μm (е)]

Довольно часто этот процесс также сопровождался уплотнением внутренней структуры ядра – пикнозом ядер (рис. 2, в). Если ядро полностью перемещалось в соседнюю клетку, то можно было наблюдать образование безъядерных микроспороцитов – цитопластов (рис. 2, з). В некоторых пыльниках в цитомиксис могли быть вовлечены ядра клеток тапетума (рис. 2, д), а сам процесс мог приобретать массовый характер, хотя и крайне редко (рис. 2, е).

Среди незначительных отклонений от нормального течения мейоза у исследуемых сортов овса посевного помимо цитомиксиса в мейозе обнаруживались микроспороциты, в цитоплазме которых на стадии метафазы 1 присутствовали отдельно лежащие хромосомы (биваленты или униваленты), не включённые в состав метафазной пластинки (рис. 2, ж). Также встречались клетки, в которых на стадиях анафазы-телофазы мейоза формировались хромосомные мосты (рис. 2, з) и наблюдалось отставание хромосом при расхождении.

Более детальный анализ частот встречаемости выявленных типов нарушений в мейозе овса посевного в зависимости от сортовой принадлежности представлен на гистограмме (рис. 3). Из рисунка видно, что из всех типов нарушений наиболее часто среди всех четырех сортов был представлен пикноз ядер. Такие типы отклонений, как цитомиксис, образование мостов и появление неориентированных бивалентов, встречались с различной частотой также у всех проанализированных сортов, тогда как несинхронное деление, отставание бивалентов и деструктивный цитомиксис были выявлены только в единичных случаях среди отдельных сортов (см. рис. 3).

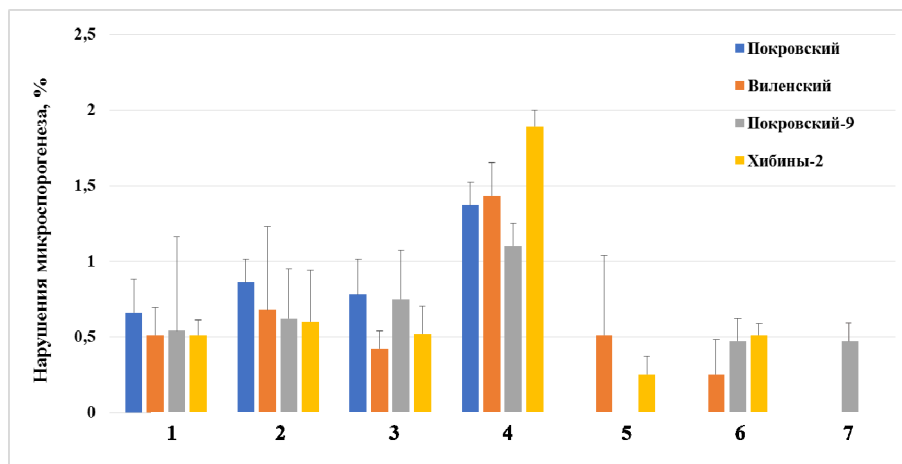


Рис. 3. Гистограмма типов нарушений в микроспороцитах у сортов *A. sativa* L.: 1 – хромосомные мосты; 2 – неориентированные биваленты; 3 – цитомиксис; 4 – пикноз ядер; 5 – отставание бивалентов; 6 – асинхронное деление; 7 – деструктивный цитомиксис

[Fig. 3. Histogram of abnormalities in microsporocytes of *A. sativa* L. varieties. Designations: 1 – chromosomal bridges; 2 – undirected bivalents; 3 – cytomicxis; 4 – pycnosis of nuclei; 5 – lagging bivalents; 6 – asynchronous division; 7 – destructive cytomicxis]

Следует отметить, что на стадии тетрад никаких последствий выявленных нарушений обнаружено не было. Это свидетельствует о том, что большая часть нарушений либо была скомпенсирована внутриклеточными механизмами, либо дефектные микроспороциты исключались из процесса микроспорогенеза и элимировались. Более того, как показали результаты анализа фертильности пыльцы, выявленные нарушения мейоза не оказывали существенного влияния на снижение этого показателя (табл. 1).

Как показали результаты анализа уровня отклонений от нормального течения микроспорогенеза, доля микроспороцитов с нарушениями мейоза среди всех четырех сортов была небольшой и варьировала в пределах от 2,99 до 3,23% (см. табл. 1). По результатам однофакторного дисперсионного анализа (разложение дисперсии ANOVA), представленным в табл. 1, разница между средними по общему уровню нарушений в мейозе у исследуемых сортов овса посевного не выявлена (НСР, оценка при 5%-ном уровне значимости). Вариабельность по фертильности пыльцы для исследуемых сортов овса составила от 70,7% (Хибины 2) до 81,7% (Виленский). Существенная разница между средними по этому признаку выявлена только для сорта Виленский, тогда как для трех других сортов различия по фертильности пыльцы были незначимы (см. табл. 1).

Таблица 1 [Table 1]

Уровень нарушений в мейозе и фертильность пыльцы у сортов овса посевного (*A. sativa* L.), возделываемых в условиях Центральной Якутии
[Level of disturbances in meiosis and pollen fertility in varieties of common oat (*A. sativa* L.) cultivated in Central Yakutia]

Сорт	Количество исследованных		% МКП с нарушениями	Количество исследованных		Фертильность, %
	растений	клеток		растений	пыльцевых зерен	
Покровский	11	1 049	3,23	20	1 896	73,2
Виленский	9	860	2,99	20	2 190	81,7
Покровский 9	12	839	3,10	20	2 278	71,2
Хибины 2	13	859	3,19	20	2 167	70,7
НСР ₀₅			1,28			2,56

В табл. 2 представлены результаты оценки вклада выявленных типов отклонений от нормального течения мейоза (доля МКП с нарушениями) в общее варьирование признака среди исследуемых сортов овса посевного. По результатам однофакторного дисперсионного анализа (разложение дисперсии ANOVA) вклад доли МКП с нарушениями в общее варьирование признака был значим на высоком уровне ($p < 0,01$). Доля вклада этого фактора в общее варьирование составила 63%, тогда как варьирование с учетом других неучтенных факторов было оценено как 37% (см. табл. 2).

Одной из важнейших характеристик при селекционной проработке исходного растительного материала и отборе перспективных форм, максимально адаптированных к местным условиям возделывания, является оценка особенностей протекания мейоза при формировании мужского га-

метофита с учетом почвенно-климатических условий конкретного региона. В основе формирования жизнеспособных гамет лежит нормальное протекание двух последовательных стадий мейотического деления, цитологические события которых контролируются большим количеством генов, действующих от премейотического до постмейотического митоза [3]. Несмотря на консервативность и относительную стабильность протекания мейоза у высших растений [17], в этих генах с течением времени накапливаются различные мутации [5]. Подобного рода мутации могут приводить не только к различным аномалиям и снижению фертильности, но и вызывать полную мужскую стерильность [3, 18].

Таблица 2 [Table 1]

Результаты однофакторного дисперсионного анализа по типам нарушений в мейозе у сортов овса посевного (*A. sativa* L.), возделываемых в условиях Центральной Якутии
[Results of One Way ANOVA by types of meiotic disturbances in common oat varieties (*A. sativa* L.) cultivated in Central Yakutia]

Источник изменчивости	Сумма квадратов	Степени свободы	Средние квадраты (дисперсии)	F _{факт.}	Доля влияния, %
Общая	3,782	27	0,223	—	100
Фактор	2,383	6	0,397	5,9*	63,0
Случайные факторы	1,399	21	0,067	—	37,0

* $p < 0,01$.

Влияние холодового стресса на развитие мужской репродуктивной сферы подробно рассмотрено в обзорах [19, 20]. Авторы приводят данные о влиянии холодового стресса на развитие тапетума, протекание микроспоро- и микрогаметогенеза, на процессы рекомбинации и цитокinesis в ходе мейотического деления мейоцитов, а также рассматривают молекулярные механизмы, контролирующие у растений ответные реакции на низкие температуры. Воздействие факторов внешней среды, в том числе низких температур, на процессы рекомбинации и цитогенеза у растений подчеркивается в обзоре [21]. Хедли с соавт. [22] рассматривают уязвимость фаз полового размножения растений к воздействию температурных стрессов, подчеркивая одновременно пластичность и адаптационные возможности растительных организмов.

Различные типы аномалий как в ходе первого, так и второго делений мейоза были выявлены по результатам сравнительного анализа микроспорогенеза среди 12 сортов аргентинской селекции у двух видов овса (*A. sativa* и *A. strigosa*) [10]. Авторами установлено, что для обоих видов большая часть аномалий выявлялась в первом делении мейоза и включала образование терминальных хиазм и унивалентов, а также преждевременное расхождение бивалентов к полюсам в метафазе I и образование мостов в анафазе I. Несмотря на то, что частота образования аномальных тетрад для пяти сортов *A. sativa* варьировала от 1,55 до 6,60%, а для семи сортов

A. strigosa – от 0,83 до 3,71%, частота образования стерильных пыльцевых зерен была достаточно низкой – от одного до шести процентов. Полученные результаты свидетельствовали о низкой корреляции между выявленными аномалиями мейоза и фертильностью пыльцы у всех из 12 исследованных сортов овса [12]. Аналогичные результаты были получены для нескольких сортов овса бразильской [9] и аргентинской селекции [8].

Наблюдаемые нами перемещения хроматина между мейоцитами у исследуемых четырех сортов овса якутской селекции не являются уникальными – это явление описано исследователями более ста лет назад и выявлено к настоящему времени у более чем 400 видов высших растений, принадлежащих к 84 семействам [23]. Цитомиксис обнаруживается в пределах одного вида у форм разного уровня ploидности, причем частота цитомиксиса в мужском мейозе может пропорционально увеличиваться при увеличении уровня ploидности [24, 25]. Несмотря на то, что цитомиксис достаточно широко распространен в природе и присущ не только растениям, но иногда встречается и в тканях животных [26], он все еще остается загадочным клеточным процессом, нацеленным на возможное увеличение генетического разнообразия будущих гамет у растений.

Выявление аномалий мейоза и идентификация мутаций, их обуславливающих, представляет большой интерес и огромное значение с точки зрения использования таких мутаций в селекционно-генетических программах по созданию исходного селекционного материала для дальнейшего улучшения хозяйственно ценных признаков у той или иной культуры. Прекрасным примером практического применения таких мутаций является создание MiMe-генотипов у риса, у которых путем скрещиваний в одном гибридном геноме были объединены три мейотические мутации, приводившие к замене мейоза на митоз [27]. Образование клональных диплоидных гамет (апомиксис) у такой важной сельскохозяйственной культуры, как рис, по мнению авторов, вселяет надежды на использование данного подхода и для других экономически важных культур. Таким образом, выявление и исследование особенностей мейотического деления у важных сельскохозяйственных культур, в том числе и овса, имеет не только большое практическое значение, но и нацелено на создание теоретической базы для селекции и семеноводства.

Заключение

По результатам анализа микроспорогенеза выявлена цитологическая картина нарушений мейоза у овса посевного в условиях возделывания Центральной Якутии. На примере четырех сортов овса посевного (Покровский, Виленский, Покровский 9 и Хибины 2), возделываемых в суровых агроклиматических условиях Центральной Якутии, продемонстрирована цитологическая картина отклонений от нормы (нарушений) нормального протекания мейоза с представлением их частотных характеристик. Цитологическая картина отклонений, наблюдаемых в мейоцитах в ходе мейоза

у всех проанализированных сортов овса, включала цитомиксис с образованием микроядер, цитопластов и пикноз ядер. Также наблюдалось появление неориентированных бивалентов в метафазе, отставание хромосом и образование мостов при их расхождении к полюсам в первом делении мейоза. Следует отметить, что в некоторых случаях в микроспороцитах и клетках тапетума можно было наблюдать массовый деструктивный цитомиксис. Полученные результаты свидетельствуют о том, что наблюдаемые отклонения не вносят существенного вклада в процесс формирования семян у этой важной зернофуражной культуры.

Список источников

1. Охлопкова П.П., Степанова А.И., Сивцева В.И., Иванов А.А., Павлова С.А. Основные направления исследований в растениеводстве Якутии // Вестник ДВО. 2016. № 2. С. 71–76.
2. Петрова Л.В. Селекция овса в условиях Якутии. Новосибирск, 2018. 135 с.
3. Pagliarini M.S. Meiotic behavior of economically important plant species: the relationship between fertility and male sterility // Genetics and Molecular Biology. 2000. Vol. 23, № 4. PP. 997–1002. <https://dx.doi.org/10.1590/S1415-47572000000400045>
4. Kumar P., Singhal V.K. Chromosome number, male meiosis and pollen fertility in selected angiosperms of the cold deserts of Lahaul-Spiti and adjoining areas (Himachal Pradesh, India) // Plant Systematic and Evolution. 2011. Vol. 297. PP. 71–297.
5. Xiwen Cai, Steven S. Xu. Meiosis-Driven Genome Variation in Plants // Current Genomics. 2007. Vol. 8. PP. 151–161. doi: 10.2174/138920207780833847
6. Bomblies K., Higgins J.D., Yant L. Meiosis evolves: adaptation to external and internal environments // New Phytologist. 2015. Vol. 208. PP. 306–323. doi: 10.1111/nph.13499
7. Fuchs L.K., Jenkins G., Phillips D.W. Anthropogenic Impacts on Meiosis in Plants // Front. Plant Sci. 2018. Vol. 9. P. 1429. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01429>
8. Guillin E., Poggio L., Naranjo C.A. Meiotic irregularities in Argentinian hexaploid oats // Cytologia. 1995. Vol. 60. PP. 211–215.
9. Baptista-Giacomelli F.R., Pagliarini M.S., Almeida J.L. Meiotic behavior in several Brazilian oat cultivars (*Avena sativa* L.) // Cytologia. 2000. Vol. 65. PP. 371–378.
10. Suaki R.M., Pagliarini M.S., Cecatto U. Microsporogenesis in Brazilian varieties of *Avena sativa* and *Avena strigosa* under Agronomic Forage Selection // Cytologia. 2003. Vol. 68, № 3. PP. 295–302.
11. Sheidai M., Koobaz P., Zehzad B. Meiotic studies of some *Avena* species and populations in Iran // Journal of Sciences, Islamic Republic of Iran. 2003. Vol. 14, № 2. PP. 121–131.
12. Assia A., Amirouche R., Amirouche N. Cytotaxonomic investigation and meiotic behavior of natural populations of genus *Avena* in Algeria // Euphytica. 2019. Vol. 215. Article № 158. <https://doi.org/10.1007/s10681-019-2490-6>
13. Omid M., Siahpoosh M.R., Mamghani R., Modarresi M. The Influence of Terminal Heat Stress on Meiosis Abnormalities in Pollen Mother Cells of Wheat // Cytologia. 2014. Vol. 79, № 1. PP. 49–58.
14. Liu B., Mo W.J., Zhang D., De Storme N., Geelen D. Cold Influences Male Reproductive Development in Plants: A Hazard to Fertility, but a Window for Evolution // Plant Cell Physiol. 2019. Vol. 60, № 1. PP. 7–18. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcy209>
15. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М. : Агропромиздат, 1988. 271 с.
16. Дубовец Н.И., Сычева Е.А., Дробот Н.И., Бондаревич Е.Б., Соловей Л.А., Халецкий С.П. Характеристика исходного материала по комплексу признаков для селекции овса посевного *Avena sativa* L. методом отдаленной гибридизации // Молекулярная и прикладная генетика. 2017. Т. 23. С. 40–49.

17. Симановский С.А., Богданов Ю.Ф. Генетический контроль мейоза у растений // Генетика. 2018. Т. 54, № 4. С. 397–411. doi: 10.7868/S0016675818040021
18. Scheridan W.F., Golubeva E.A., Abrhamova L.I., Golubovskaya I.N. The *mac1* Mutation Alters the Developmental Fate of the Hypodermal Cells and Their Cellular Progeny in the Maize Anther // Genetics. 1999. Vol. 153. PP. 993–994.
19. De Storme N., Geelen D. The impact of environmental stress on male reproductive development in plants: biological processes and molecular mechanisms // Plant, Cell and Environment. 2014. Vol. 37. PP. 1–18. doi: 10.1111/pce.12142
20. Liu B., Mo W.-J., Zhang D., De Storme N., Geelen D. Cold Influences Male Reproductive Development in Plants: A Hazard to Fertility, but a Window for Evolution // Plant Cell Physiol. 2019. Vol. 60, № 1. PP. 7–18. doi:10.1093/pcp/pcy209
21. Wang Y., Copenhaver G.P. Meiotic Recombination: Mixing It Up in Plants // Annu. Rev. Plant Biol. 2018. Vol. 69, № 13. PP. 1–13. doi.org/10.1146/annurev-arplant-042817-040431
22. Hedhly A., Hormaza J.I., Herrero M. Global warming and sexual plant reproduction // Trends in Plant Science. 2008. Vol. 14, № 1. PP. 30–36. doi: 10.1016/j.tplants.2008.11.001
23. Mursalimov S.R., Sidorchuk Y.V., Deineko E.V. New insights into cytomixis: specific cellular features and prevalence in higher plants // Planta. 2013. V. 238, № 3. PP. 415–423. doi: 10.1007/s00425-013-1914-0
24. Mursalimov S., Sidorchuk Y., Demidov D., Meister A., Deineko E. A rise of ploidy level influences the rate of cytomixis in tobacco male meiosis // Protoplasma. 2016. Vol. 253. PP. 1583–1588. doi: 10.1007/s00709-015-0907-1.
25. Sidorchuk Yu.V., Novikovskaya A.A., Deineko E.V. Cytomixis in the cereal (Gramineae) microsporogenesis // Protoplasma. 2016. Vol. 253. PP. 291–298. doi: 10.1007/s00709-015-0807-4.
26. Mandal A., Datta A.K., Gupta S., Paul R., Saha A., Grosh B.K., Brattacharya A., Iqbal M. Cytomixis – a unique phenomenon in animal and plant // Protoplasma. 2013. Vol. 250. PP. 985–996. doi:10.1007/s00709-013-0493-z
27. Mieulet D., Jolivet S., Rivard M., Cromer L., Vernet A., Mayonove P., Pereira L., Droc G., Courtois B., Guiderdoni E., Mercier R. Turning rice meiosis into mitosis // Cell Res. 2016. Vol. 26, № 11. PP. 1242–1254. doi: 10.1038/cr.2016.117

References

1. Okhlopko PP, Stepanova AI, Sivtseva VI, Ivanov AA, Pavlova SA. The main directions of research in plant growing in Yakutia // FEB Bulletin. 2016. No. 2. p. 71-76.
2. Petrova LV. Seleksiya ovsa v usloviyakh Yakutii : monografiya / FGBNU «Yakutskiy nauchno-issledovatel'skiy institut sel'skogo khozyaystva im. M.G. Safronova»: Novosibirsk, 2018. 135 s.
3. Pagliarini MS. Meiotic behavior of economically important plant species: the relationship between fertility and male sterility // Genetics and Molecular Biology. 2000. Vol. 23. No. 4. pp. 997-1002. <https://dx.doi.org/10.1590/S1415-47572000000400045>
4. Kumar P, Singhal VK. Chromosome number, male meiosis and pollen fertility in selected angiosperms of the cold deserts of Lahaul-Spiti and adjoining areas (Himachal Pradesh, India) // Plant Systematic and Evolution. 2011. Vol. 297. pp. 71-297.
5. Xiwen Cai and Steven SXu. Meiosis-Driven Genome Variation in Plants // Current Genomics. 2007. Vol. 8. pp. 151–161. doi: 10.2174/138920207780833847
6. Bomblies K, Higgins JD, Yant L. Meiosis evolves: adaptation to external and internal environments // New Phytologist. 2015. Vol. 208. pp. 306-323. doi: 10.1111/nph.13499
7. Fuchs LK, Jenkins G, Phillips DW. Anthropogenic Impacts on Meiosis in Plants // Front. Plant Sci. 2018. Vol. 9. p. 1429. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01429>
8. Guillin E, Poggio L and Naranjo CA. Meiotic irregularities in Argentinian hexaploid oats // Cytologia. 1995. Vol. 60. pp. 211–215.
9. Baptista-Giacomelli FR, Pagliarini MS, Almeida JL. Meiotic behavior in several Brazilian oat cultivars (*Avena sativa* L.) // Cytologia. 2000. Vol. 65. pp. 371-378.

10. Suaki RM, Pagliarini MS, Cecatto U. Microsporogenesis in Brazilian varieties of *Avena sativa* and *Avena strigosa* under Agronomic Forage Selection // Cytologia. 2003. Vol. 68. No. 3. pp. 295-302.
11. Sheidai M, Koobaz P, Zehzad B. Meiotic studies of some *Avena* species and populations in Iran // Journal of Sciences, Islamic Republic of Iran. 2003. Vol. 14. No. 2. pp. 121-131.
12. Assia A, Amirouche R, Amirouche N. Cytotaxonomic investigation and meiotic behavior of natural populations of genus *Avena* in Algeria // Euphytica. 2019. Vol. 215. article No. 158. <https://doi.org/10.1007/s10681-019-2490-6>
13. Omid M, Siahpoosh MR, Mamghani R, Modarresi M. The Influence of Terminal Heat Stress on Meiosis Abnormalities in Pollen Mother Cells of Wheat // Cytologia. 2014. Vol. 79. No. 1. pp. 49-58.
14. Liu B, Mo WJ, Zhang D, De Storme N, Geelen D. Cold Influences Male Reproductive Development in Plants: A Hazard to Fertility, but a Window for Evolution // Plant Cell Physiol. 2019. V. 60. No. 1. pp. 7-18. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcy209>
15. Pausheva ZP. Praktikum po tsitologii rasteniy. M. Agropromizdat, 1988. 271 s.
16. Dubovets NI, Sycheva EA, Drobot NI, Bondarevich EB, Solovey LA, Khaletskiy SP. Kharakteristika iskhodnogo materiala po kompleksu prznakov dlya selektsii ovsa posevnogo *Avena sativa* L. metodom otдалennoy gibridizatsii // Molekulyarnaya i prikladnaya genetika. 2017. Vol. 23. pp. 40-49.
17. Simanovsky SA, Bogdanov YuF. Genetic Control of Meiosis in Plants // Genetica. 2018. V. 54. No. 4. pp. 397-411. doi: 10.7868/S0016675818040021
18. Scheridan WF, Golubeva EA, Ahrhamova LI, Golubovskaya IN. The *mac1* Mutation Alters the Developmental Fate of the Hypodermal Cells and Their Cellular Progeny in the Maize Anther // Genetics. 1999. Vol. 153. pp. 993-994.
19. De Storme N, Geelen D. The impact of environmental stress on male reproductive development in plants: biological processes and molecular mechanisms // Plant, Cell and Environment. 2014. Vol. 37. pp. 1-18. doi: 10.1111/pce.12142
20. Liu B, Mo W-J, Zhang D, De Storme N, Geelen D. Cold Influences Male Reproductive Development in Plants: A Hazard to Fertility, but a Window for Evolution // Plant Cell Physiol. 2019. V. 60. No. 1. pp. 7-18. doi: 10.1093/pcp/pcy209
21. Wang Y., Copenhaver G.P. Meiotic Recombination: Mixing It Up in Plants // Annu. Rev. Plant Biol. 2018. Vol. 69. No. 13. pp. 1-13. doi.org/10.1146/annurev-arplant-042817-040431
22. Hedhly A, Hormaza JI, Herrero M. Global warming and sexual plant reproduction // Trends in Plant Science. 2008. Vol. 14. No. 1. pp. 30-36. doi: 10.1016/j.tplants.2008.11.001
23. Mursalimov SR, Sidorchuk YV, Deineko EV. New insights into cytomixis: specific cellular features and prevalence in higher plants // Planta. 2013. Vol. 238. No. 3. pp. 415-23. doi: 10.1007/s00425-013-1914-0
24. Mursalimov S, Sidorchuk Y, Demidov D, Meister A, Deineko E. A rise of ploidy level influences the rate of cytomixis in tobacco male meiosis // Protoplasma. 2016. Vol. 253. pp. 1583–1588. doi: 10.1007/s00709-015-0907-1
25. Sidorchuk YuV, Novikovskaya AA, Deineko EV. Cytomixis in the cereal (Gramineae) microsporogenesis // Protoplasma. 2016. Vol. 253. pp. 291-298. doi: 10.1007/s00709-015-0807-4
26. Mandal A, Datta AK, Gupta S, Paul R, Saha A, Grosh BK, Brattacharya A, Iqbal M. Cytomixis – a unique phenomenon in animal and plant // Protoplasma. 2013. Vol. 250. pp. 985-996. doi: 10.1007/s00709-013-0493-z
27. Mieulet D, Jolivet S, Rivard M, Cromer L, Vernet A, Mayonove P, Pereira L, Droc G, Courtois B, Guiderdoni E, Mercier R. Turning rice meiosis into mitosis // Cell Res. 2016. Vol. 26. No. 11. pp. 1242-1254. doi: 10.1038/cr.2016.117

Информация об авторах:

Петрова Лидия Владимировна – канд. биол. наук, старший научный сотрудник группы селекции и семеноводства зерновых культур, Якутский научно-исследовательский институт сельского хозяйства им. М.Г. Сафронова (Якутск, Россия).

E-mail: pelidia@yandex.ru

Сидорчук Юрий Владимирович – канд. биол. наук, научный сотрудник лаборатории биоинженерии растений, Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук (Новосибирск, Россия).

E-mail: sidorch@bionet.nsc.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Lidia V. Petrova, Ph.D., Senior Researcher, Group of Breeding and Seed Production of Grain Crops, M.G. Safronov Yakut Scientific Research Institute of Agriculture (Yakutsk, Russian Federation).

E-mail: pelidia@yandex.ru

Yuriy V. Sidorchuk, Ph.D., Researcher, Laboratory of Plant Bioengineering, Institute of Cytology and Genetics (Novosibirsk, Russian Federation).

E-mail: sidorch@bionet.nsc.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 16.05.2021;
одобрена после рецензирования 15.07.2022; принята к публикации 03.10.2022.*

*The article was submitted 16.05.2021;
approved after reviewing 15.07.2022; accepted for publication 03.10.2022.*