

Диплоидная форма мягкой пшеницы

Б.В. Романов, к.б.н., **Г.А. Козлечков**, к.б.н., **В.Е. Зинченко**, к.с.-х.н., **С.В. Пасько**, к.с.-х.н., ФГБУН Донской зональный НИИСХ

Под воздействием мутагенов нами была получена диплоидная форма мягкой пшеницы [1]. В 2013 г. среди растений диплоидной формы был обнаружен возвратный спонтанный мутант, практически идентичный исходной мягкой пшенице. Для выявления возможных различий между мягкой пшеницей и полученным из неё диплоидным аналогом возникла необходимость проверки характера (вида) донорно-акцепторных отношений вегетативных (доноры ассимилятов) и репродуктивных (акцепторы) органов побегов и сравнение удельных показателей продуктивности этих форм.

Упорядоченная структура донорно-акцепторных отношений вегетативных и репродуктивных органов растений лежит в основе их жизнедеятельности и в физиологии кратко выражена следующим образом: «Принципиальная схема транспорта и распределения ассимилятов в целом растении состоит в том, что зоны, находящиеся в состоянии роста, ориентируют на себя поток ассимилятов» [2]. У злаковых растений тип организации донорно-акцепторных отношений вегетативных и репродуктивных органов выражен особенно чётко в связи с наличием остаточной интеркалярной меристемы и телескопическим характером роста побега как системы фитомеров [3].

Цель и задачи исследования – выявить и сравнить характер (вид) донорно-акцепторных отношений вегетативных и репродуктивных органов побегов и величину их удельных показателей у мягкой пшеницы и её диплоидного аналога, оценить их производственные показатели.

Материал и методы исследования. Исследование проведено в ФГБНУ «ДЗНИИСХ». Объектами исследования служили исходная мягкая пшеница, выделенная диплоидная форма и полученный из неё возвратный спонтанный мутант. Методика системного подхода исследования растений пшеницы различного уровня ploidy и геномного состава на базе видов коллекции ВИР разработана и опубликована [4, 5]. Для проверки и подтверждения наличия упорядоченной связи репродуктивных элементов побега (число зерновок колоса, их совокупная масса) с величиной его вегетативной массы (донор ассимилятов) в фазу полной спелости отбирали общую пробу побегов с флаговым и тремя предфлаговыми листьями, составляющими вместе 70% и более массы всех листьев побега. В вегетативную массу побега включали также и вегетативные структуры колоса (членики стержня, чешуи, ости), поскольку после оплодотворения, будучи ещё зелёными, они могут направлять часть своих ассимилятов на формирование зерновок. Высушивание растений проводили в сушильном шкафу марки Binder при температуре 75°C. Взвешивание зерна и вегетативной массы побега проводили на электронных весах марки CСSServiesT-72 Si с разрешающей способностью в диапазоне 720–0,001 г. Математическое выражение связей, графики с корреляционным полем экспериментальных точек побегов получали с помощью стандартных вычислительных программ Microsoft Excel. Информация об упорядоченном характере связи репродуктивных и вегетативных органов растения, о её количественном выражении создаёт возможность для объективного сравнения и оценки продуктивности растений.

Результаты исследования. Диплоидный мелкогабитусный аналог чётко отличается своим габитусом от форм мягкой пшеницы (рис. 1).



Рис. 1 – Колосья пшеницы: 1 – исходная форма мягкой пшеницы, 2 – диплоидный аналог, 3 – возвратный спонтанный мутант из диплоидного аналога

По рисунку видно, что колосья и зерновки диплоидного мелкогабитусного аналога значительно мельче, чем у исходной формы и возвратного мутанта. Однако меньшие размеры диплоидного аналога вызывают вопросы к появлению из него весьма крупного возвратного мутанта, сопоставимого по габитусу с исходной формой мягкой пшеницы.

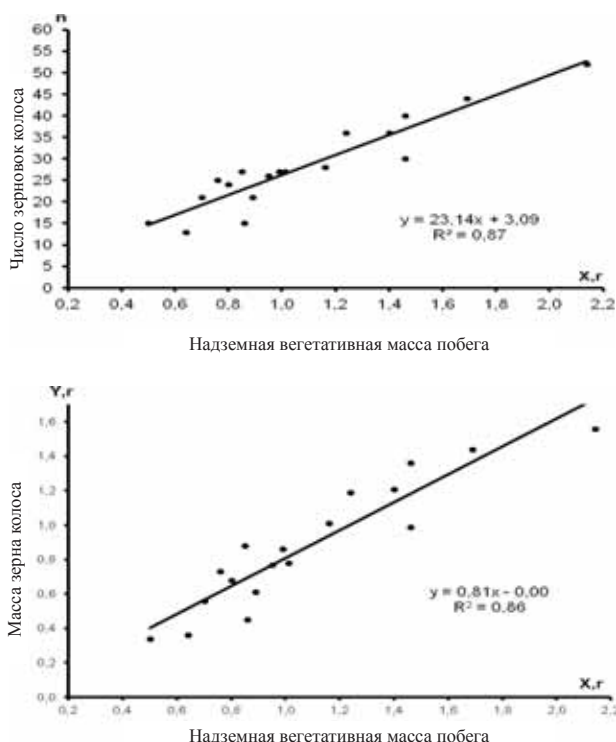


Рис. 2 – Зависимость числа зерновок колоса (n) и их совокупной массы (y) от надземной вегетативной (листья, междоузлия, колосонос, стержень колоса, чешуи, ости) массы побега (x) у растений исходной озимой мягкой пшеницы *T.aestivum AABBDD* ($2n=42$) в фазу полной спелости. Условия поля: чернозём обыкновенный; 2009 г.

Возникновение из трёхгеномной гексаплоидной ($2n=42$) мягкой пшеницы мелкогабитусного диплоидного ($2n=14$) организма вполне логично. Из более крупного гексаплоида *Triticum aestivum AABBDD* ($2n=42$) в результате обработки мутагеном выщепился фенотипически идентичный мягкой пшенице диплоид *T. aestivum* ($2n=14$) как составная часть первого. При этом следует уточнить, что из исходной озимой мягкой пшеницы выщепился яровой диплоидный образец. В свою очередь из этого ярового образца при посеве под зиму получен обратный мутант, идентичный исходной мягкой пшенице, т.е. такой же озимый образец *Triticum aestivum AABBDD* ($2n=42$), но несколько фенотипически отличающийся от исходной формы. Поэтому возвратную мутацию можно объяснить тем, что два остальных генома мягкой пшеницы в диплоидном аналоге находились, вероятно, в скрытом состоянии и в результате реализации их вкладов опять образовался спонтанный гексаплоидный мутант.

Сопоставление побегов различной вегетативной массы с числом и совокупной массой зерновок их колосьев в прямоугольной системе координат показало наличие тесной пропорциональной зависимости репродуктивных элементов побега от величины его вегетативной массы как у исходной формы, так и у диплоидной (рис. 2,

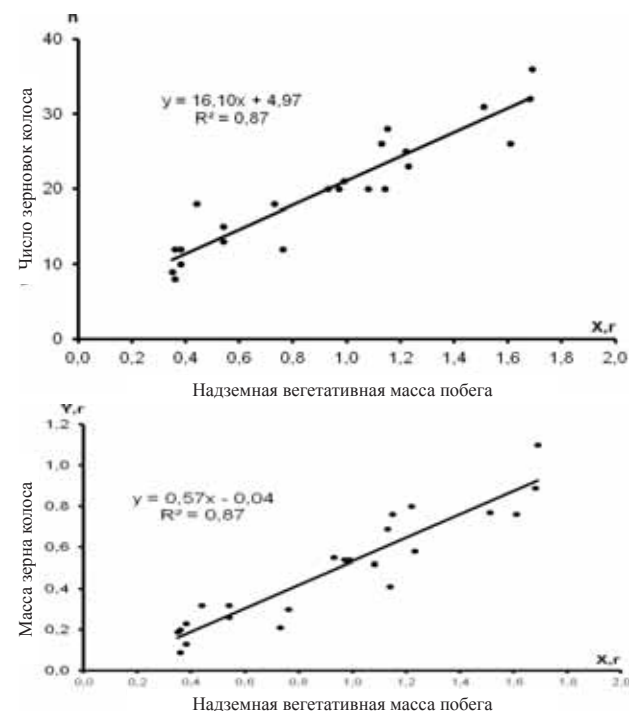


Рис. 3 – Зависимость числа зерновок колоса (n) и их совокупной массы (y) побегов от их надземной вегетативной (листья, междоузлия, колосонос, стержень колоса, чешуи, ости) массы побега (x) диплоидной формы мягкой пшеницы XX ($2n=14$). Фаза полной спелости. Условия поля: чернозём обыкновенный, 2009 г.

3). Полученные результаты по характеру (виду) зависимости согласуются с ранее опубликованными данными [6, 7]. Коэффициенты в уравнениях регрессий являются удельными показателями, отражающими меру соотношения, в котором единица вегетативной массы побега как донор ассимилятов участвует в порождении как числа зерновок, так и их совокупной массы с колоса. Этот показатель позволяет сравнивать эффективность репродуктивной функции побегов пшениц различного геномного состава и уровней пloidности [8]. Анализ результатов показал, что вид пропорциональной зависимости у растений диплоидной формы воспроизводился по поколениям

и совпадал по этому признаку с исходной мягкой пшеницей (табл. 1).

Вместе с тем следует отметить, что продукционные показатели исходной формы и возвратного спонтанного мутанта отличаются от показателей диплоидного аналога (табл. 2). Из представленных в таблице многолетних данных видно, что у представителей мягкой гексаплоидной трёхгеномной пшеницы масса растений значительно больше, чем у диплоидной мелкогабитусной формы. Особенно очевидно превосходство по выходу зерна с колоса. У диплоидной формы оно составляет 0,77 г, тогда как у исходной мягкой пшеницы – 2,08, а у возвратного мутанта – 2,46 г. По количеству зерновок

1. Зависимость общего числа зерновок колоса (n) и их совокупной массы (Y) от величины вегетативной (листья, междоузлия, членики стержня колоса, чешуи, ости) массы побега (X) у растений диплоидной формы и исходной мягкой пшеницы

Генотип	Год	N	X, г	Вид зависимости	
				по числу зерновок	по массе зерновок
Диплоид	2008	26	1,01	$n=20,19x+5,02$ $R^2=0,89$	$Y=0,65x-0,04$ $R^2=0,95$
Диплоид	2009	23	0,92	$n=16,10x+4,97$ $R^2=0,87$	$Y=0,57x-0,04$ $R^2=0,87$
Исх. мягкая	2009	18	1,08	$n=23,14x+3,09$ $R^2=0,87$	$Y=0,81x-0,00$ $R^2=0,86$
Диплоид	2010	28	0,95	$n=16,37x+6,97$ $R^2=0,83$	$Y=0,53x+0,06$ $R^2=0,87$
Диплоид	2011	29	1,22	$n=11,91x+11,5$ $R^2=0,66$	$Y=0,43x+0,18$ $R^2=0,75$

Примечание: N – выборка, X – средняя вегетативная масса побега

2. Сравнительная характеристика исходной мягкой пшеницы (2n=42) с выделенной из неё мелкогабитусной диплоидной формой (2n=14) и полученной из последней возвратного спонтанного мутанта (2n=42)

Генотип	Год	X, г	Y, г	n	P, мг	K _{пл}	K _{оз.}
Исходный <i>T. aestivum</i> <i>AABBDD</i> 2n=42	2009	1,08	0,88	28,2	31,2	0,81	26,1
	2012	2,30	2,29	56,0	40,9	0,99	24,3
	2013	1,98	1,85	45,1	41,0	0,93	22,8
	2015	2,81	3,12	68,0	45,9	1,11	24,2
	2016	2,30	2,29	50,0	45,8	0,99	21,7
В среднем		2,09	2,08	49,5	40,96	0,97	23,8
Диплоид <i>XX</i> 2n=14 мутант	2008	1,01	0,62	25,7	24,1	0,60	24,9
	2009	0,92	0,48	19,8	24,2	0,52	21,5
	2010	0,95	0,52	21,8	23,8	0,55	22,9
	2011	1,78	0,89	32,6	27,3	0,50	18,3
	2011	1,22	0,70	26,1	26,8	0,57	21,4
	2012	1,26	0,72	28,6	25,2	0,57	22,7
	2013	1,09	0,50	21,7	23,0	0,46	19,9
	2015	2,21	1,15	36,7	31,4	0,52	16,6
	2016	2,15	0,99	41,7	23,7	0,46	19,4
	2016*	1,98	1,17	39,2	29,8	0,59	19,8
В среднем		1,47	0,77	29,39	25,93	0,53	20,74
Возвратный спонтанный мутант 2n=42 из диплоида	2013	2,68	2,40	55,7	43,1	0,89	20,8
	2015	2,68	2,68	62,3	43,0	1,00	23,2
	2016	2,64	2,29	53,6	42,7	0,88	20,3
В среднем		2,66	2,46	57,2	42,90	0,92	21,4

НСР₀₅ = 0,53; 0,63; 12,5; 4,7; 0,12; 3,3

Примечание: X – вегетативная масса побега, Y – масса зерна с колоса, n – число зерновок, P – масса одной зерновки, K_{пл} – коэффициент удельной продуктивности, K_{оз.} – коэффициент удельной озёрнённости (отношение числа зерновок к вегетативной массе)

3. Сравнительная оценка мягкой пшеницы *T.aestivum* L. *AABBDD* (2n=42) с диплоидной формой *XX* (2n=14)

Генотип	геном	2n	X, г	Y, г	n	P, мг	K _{уп}	K _{юз.}
<i>T. aestivum</i>	<i>AABBDD</i>	2n=42	2,38	2,27	53,4	41,93	0,95	22,6
Диплоид	<i>XX</i>	2n=14	1,47	0,77	Д29,4	25,93	0,53	20,7

4. Вычисление теоретических частот (F) и критерия соответствия (χ^2) для массы зерна с колоса мягкой пшеницы *T.aestivum AABBDD* с использованием данных выщепившегося из него диплоидного мутанта *XX*

Показатели	Геномы			Сумма
	<i>AA</i> <i>XX</i>	<i>BB</i> <i>XX</i>	<i>DD</i> <i>XX</i>	<i>AABBDD</i> <i>XX + XX + XX</i>
Ожидаемое расщепление (H ₀)	1	1	1	3
Наблюдаемые частоты (f)	0,75	0,76	0,76	2,27
Ожидаемые частоты (F)	0,77	0,77	0,77	2,31
Разность (f-F)	+0,02	+0,01	+0,01	+0,04
Квадрат разности (f-F) ²	0,0004	0,0001	0,0001	0,0016
Соотношение (f-F) ² / F	0,00052	0,00013	0,00013	0,00069

Примечание: $\chi^2 = \Sigma(f-F)^2 / F = 0,0015$; $\chi^2_{05} = 5,99$

или озернённости различия между сравниваемыми генотипами незначительные. Однако по крупности и по их массе диплоидная форма (25,93) так же существенно уступает как исходной (40,96), так и возвратному мутанту (42,90). Что характерно, несмотря на практически одинаковую пропорциональную зависимость диплоидная форма имеет достоверно меньший коэффициент удельной продуктивности (0,53), чем у исходной мягкой пшеницы (0,97), который определяется соотношением веса зерна к вегетативной массе побега.

Более чётко различия между диплоидом и мягкой пшеницей в целом (исходная и возвратный мутант) видны по средним данным (табл. 3). Главное, что обращает на себя внимание, практически втрое меньший выход зерна с колоса у диплоидной формы по сравнению с мягкой пшеницей.

Это согласуется с нашими выводами о том, что двойные диплоидные геномы вкладками соответствующих геномов (*AA+BB+DD*) определяют величину количественного признака *T.aestivum AABBDD* [1]. В данном случае диплоидная форма *XX* (качественный геномный состав её неизвестен, поэтому такое обозначение) также выступает как элементарный двойной геном, что можно проверить через χ^2 (табл. 4). В качестве наблюдаемых частот используем средний вклад элементарного диплоидного генома 2,27: 3 = 0,76, а ожидаемых — признак диплоидной формы *XX*. Так как χ^2 факт. 0,0015 < χ^2_{05} 5,99, нулевая гипотеза о соответствии эмпирического распределения теоретически ожидаемому не отвергается. Значит, диплоидный аналог также является базовой единицей, формирующей признаки гексапloidной мягкой пшеницы, но эффективность работы его вегетативной части значительно ниже.

Возможно, меньший K_{уп} 0,53 диплоидной формы, который существенно ниже, чем у мягкой

пшеницы (K_{уп}=0,95), определяется аддитивным эффектом трёх геномов последней против одного у диплоида.

Выводы. 1. Растения исходной мягкой пшеницы и полученной из неё диплоидной формы имеют однотипный вид зависимости репродуктивных элементов побега от величины его вегетативной массы как донора ассимилятов. 2. Имея однотипный вид зависимости, вегетативная часть растения диплоидной мелкогабитусной формы работает менее эффективно (K_{уп}=0,53) по сравнению с мягкой трёхгеномной пшеницей (K_{уп}=0,95). 3. Более низкий K_{уп} побегов диплоидного аналога мягкой пшеницы, по-видимому, определяется её одногеномным генотипом.

Литература

1. Романов Б.В., Авдеенко А.П., Азаров А.С. Феномогенные и цитологические исследования мелкогабитусных мутантов мягкой пшеницы *T.aestivum* L. [Электронный ресурс]. URL: www.scienceeducation.ru /103–6265 (дата обращения: 18.05.2012).
2. Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растении. М.: Наука, 1976, 647 с.
3. Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 360 с.
4. Козлечков Г.А. Системный подход к познанию морфогенеза растений // Вестник сельскохозяйственной науки. 1986. № 11. С. 64–70.
5. Козлечков Г.А. Новые закономерности формирования элементов продуктивности растений пшеницы в процессе морфогенеза. Новочеркасск: изд-во «ЛИК», 2010. 303 с.
6. Козлечков Г.Д., Жамсаранова О.А. Генеративное усилие у пшениц и эгилопсов // Ботанический журнал. Т. 78, 1993. № 4. С. 59–66.
7. Козлечков Г.А., Пасько С.В., Романов Б.В. Закон пропорциональной зависимости числа зерновок и их совокупной массы колоса побега пшеницы от величины его вегетативной массы // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2015. № 2 (52). С. 25–29.
8. Козлечков Г.А., Пасько С.В., Романов Б.В. Коэффициент удельной продуктивности — показатель эффективности репродуктивной функции побегов пшеницы коллекции ВИР // Вестник Российской сельскохозяйственной науки. 2016. № 3. С. 34–38.