

Биол. журн. Армении, 1-2 (59), 2007

УДК 633.1:11

ВЛИЯНИЕ ГЕНОВ ГИБРИДНОЙ КАРЛИКОВОСТИ НА ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ ГИБРИДНЫХ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ ТИПА *HYBRID DWARFNESS*

Р.Р. САДОЯН*, В.А. ПОГОСЯН*

**Научный центр земледелия и защиты растений, Эммиадзин
Армянский педагогический университет, Ереван

Взаимодействие комплементарных доминантных генов гибридной карликовости оказывает многостороннее влияние на онтогенетическое развитие гибридных карликов. У гибрида Dwarf I депрессия по морфологическим показателям сопровождается существенными изменениями структурных элементов анатомического строения листа. Карликовые гибриды Dwarf I и Dwarf II отличаются интенсивным синтезом и большим накоплением хлорофилла. Высокий уровень его не обеспечивает нормальную жизнедеятельность гибридных растений. Возможно, это является результатом накопления неактивных молекул хлорофилла. Гибрид типа Dwarf III по содержанию хлорофилла существенно не отличается от родительских форм. Интенсивность синтеза и накопление хлорофилла в листьях гибридных растений определяется типом депрессивности.

Հիբրիդային զաճաճության դոմինանտ գեների կոմպլեմենտացիան բազմակողմանի ազդեցություն է քոլոնում զաճած հիբրիդների անհատական զարգացման վրա: Dwarf I հիբրիդի մորֆոլոգիական հատկանիշների ճնշմամբությունը ուղեկցվում է տերևի անատոմիական կառուցվածքի եական փոփոխություններով: Ցորենի Dwarf I և Dwarf II զաճած հիբրիդները բնորոշվում են քլորոֆիլի ինտենսիվ սինթեզով և մեծ կուտակումով: Զլորոֆիլի բարձր պարունակությունը չի ապահովում հիբրիդային բույսերի նորմալ կենսագործունեությունը, որը հավանաբար քլորոֆիլի ոչ ակտիվ մոլեկուլների կուտակման արդյունք է: Զլորոֆիլի պարունակությամբ Dwarf III տիպի հիբրիդը եականորոն չի տարբերվում ծնողական ձևերից: զաճած հիբրիդների տերևներում քլորոֆիլի ինտենսիվ սինթեզի և կուտակման ընթացքը պայմանավորված է հիբրիդային ճնշվածության տիպով:

The complementation of the hybrid dwarfness dominant genes has multilateral influence on the ontogenetic development of the dwarf hybrids. The depression of the Dwarf I morphological features is accompanied by the significant changes of the leaf anatomical structure. The wheat hybrids of the Dwarf I and Dwarf II type are characterized by the intensive synthesis and accumulations of chlorophyll. The high content of chlorophyll does not provide the normal vital activity of the hybrid plant which is perhaps the result of the accumulation of the non-active molecules. With the contents of the chlorophyll the Dwarf III hybrid is not significantly differ from the parental types. In the dwarf hybrid leaves the process of the chlorophyll intensive synthesis and accumulation is conditioned by the type of hybrid depression.

Ген - гибридная карликовость - хлорофилл

В селекции поиск высокоурожайных сортов претягивает определенные требования к содержанию пигментов. Установлена прямая взаимосвязь между

содержанием пигментов, скоростью роста, развития растений и продуктивностью. Поглощение энергии света растениями зависит от содержания и физиологической активности зеленых пигментов [11,12]. Однако прямой корреляции между этими показателями нет, так как фонд активных молекул пигмента увеличивается непропорционально. Количественный же уровень хлорофилла обусловлен скоростью синтеза и распада его молекул. Интенсивность указанных процессов зависит от условий существования и генетической структуры гибридных растений [3].

Изучением флуоресценции хлорофилла у 23 видов полиплоидного ряда пшеницы выявлены видовые особенности фотосистемы II. Установлено значительное варьирование ее параметров в группе диплоидов. Предполагается, что в ходе эволюции произошли структурные преобразования фотосистемы пшеницы [6].

Генетические факторы, при определенном сочетании приводящие к нарушению регуляторных механизмов в жизнедеятельности, в том числе и в синтезе зеленых пигментов, широко распространены в роде *Triticum* и обуславливают возникновение различных типов депрессии. Наиболее распространенной формой депрессивности является гибридная карликовость, которая возникает в F_1 при скрещивании нормальных растений. Оплодотворение и образование семян происходят нормально. В зависимости от генотипа исходных форм в разных фазах развития гибридные растения приобретают характерные черты габитуса dwarfness с различным уровнем жизнедеятельности.

Гибридная карликовость детерминируется взаимодействием трех доминантных генов, которые имеют различную степень доминантности ($D_1 > D_2 > D_3$) и фенотипического проявления: Dwarf I, Dwarf II, Dwarf III [13]. Каждый тип гибридной карликовости варьирует внутри себя по степени депрессии, что зависит не только от множественных аллелей генов гибридной карликовости, различий генетической среды [13], но и от чувствительности этих генов к факторам внешней среды [10].

Взаимодействие генов гибридной карликовости оказывает многостороннее влияние на онтогенетическое развитие гибридных растений. В ходе индивидуального развития карликовых гибридов наблюдаются глубокие изменения и в физиолого-биохимических процессах [8]. Проследивание активности хлорофиллазы в фазах трубкования и колошения в листьях родительских растений выявило ее синтетическую, а у гибрида Dwarf I гидролитическую активность. Авторы пришли к выводу, что в жизнедеятельности гибрида важное значение имеет активность метаболизма корневой системы и, в частности, каталазы. Из-за низкого уровня ее активности в корнях у гибридов, в отличие от родительских форм, синтез хлорофилла протекает очень медленно. Одним из проявлений депрессивности у Dwarf I является коррелятивное снижение мощности корневой системы.

Известно, что число и размеры устьиц сильно зависят не только от условий произрастания, но и от внутренних взаимоотношений жизненных процессов в самом растении [1]. В изменении этих параметров важное

значение имеет и генотип растений.

Показано, что у пшеницы с увеличением плоидности заметно увеличивается размер замыкающих клеток устьиц и клеток эпидермиса, а число устьиц на единицу листовой поверхности уменьшается [4].

В отличие от других типов депрессивности, гибридные карлики характеризуются образованием множества темно-зеленых листьев. В связи с этим изучались особенности синтеза и накопления зеленых пигментов у гибридов типа dwarfness (I, II, III). У гибрида Dwarf I сильная депрессия по морфологическим показателям сопровождается изменениями элементов анатомического строения листа. С целью выяснения этих изменений проводились исследования гибрида Dwarf I и его родительских форм.

Материал и методика. Гибридные семена F_1 получены путем принудительного опыления. Растения выращивали в 5-килограммовых ящиках. Проводили сравнительное изучение высоты растений, длины листьев. Измерение поверхности листьев проводили методом высечек [7]. Изучение числа устьиц на единицу площади, их длины и площади эпидермальных клеток выполнено по Палазчи [7].

Динамику содержания пластидных пигментов изучали в фазах кушения, стеблевания, колошения, цветения. Опыт поставлен в шестикратной повторности. Количественное определение пигментов проводили по Роббелену [2]. Оптическую плотность вытяжек хлорофилла измеряли на СФ 26 при длине волн: хлорофилл *a* - 663 нм, хлорофилл *b* - 644 нм.

Результаты и обсуждение. Симптомы карликовости типа Dwarf I проявляются в фазе 1-2 листьев. Растения развиваются замедленным темпом, с жесткими, темно-зелеными, утолщенными листьями, приобретают хохлякообразный вид и погибают. Результаты исследований показали, что гибрид Dwarf I характеризуется сильной депрессией морфологических признаков (табл. 1). По высоте он уступает родительским формам примерно 5 раз, по длине листьев - 2,3-2,4, а площади листьев - 6,2 раза.

Таблица 1. Морфологические изменения у гибрида Dwarf I и его родительских форм

№	Образец	Высота растений, см	Длина листа, см	Площадь листьев, см ²
1	Frisco ♂	106±2,6	24,0±0,32	78,5±2,5
2	Dwarf I (Frisco x Amby) F_1	20,04±2,25	10,25±0,63	12,55±2,4
3	Amby ♂	99,0±2,5	23,4±0,6	76,9±2,8

Одновременно меняется и анатомическое строение листа. При сильном уменьшении длины и площади листьев число устьиц сократилось в 2,1-2,6 раза, а длина и площадь клеток эпидермиса увеличились (табл. 2).

Такая представленность устьичного аппарата свидетельствует о том, что комплементация генов гибридной карликовости ($D_1D_2D_3$) приводит к изменениям морфоструктурной организации мезофилла листа.

Изучение динамики содержания хлорофилла *a*, *b* у летального гибрида Dwarf I (Frisco x Amby F_1) в онтогенезе выявило большие различия в темпе их синтеза и накопления (табл. 3).

Таблица 2. Элементы анатомического строения листа гибрида Dwarf 1 и его родительских форм

N	Образцы		Площадь клеток эпидермиса, мм ²	Устьища	
				длина, мкм	число на 1 мм ²
1	Frisco ♀	в/п*	0,372	55,2±0,8	58,6±1,53
		н/п**	0,602	49,6±0,95	44,8±1,05
2	Dwarf 1 (Frisco x Amby)F ₁	в/п	1,233	65,1±0,1	25,1±0,88
		н/п	1,449	61,9±1,13	17,4±0,5
3	Amby ♂	в/п	0,362	50,3±1,04	55,7±1,02
		н/п	0,510	46,6±1,3	41,6±1,34

* верхняя поверхность, ** нижняя поверхность

Во всех фазах развития у этого гибрида содержание хлорофилла выше, чем у родительских форм. Его максимальный уровень достигается в фазе стеблевания в основном за счет синтеза хлорофилла *a*. В итоге общее содержание хлорофилла в листьях этих гибридов превышало родительские формы примерно в 2,5 раза.

Таблица 3. Динамика содержания хлорофилла у гибридного картрика типа Dwarf 1, мг/г сыр. веса

Фаза развития	Frisco ♀				Dwarf 1 F ₁				Amby ♂			
					Хлорофилл							
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a+b</i>	<i>a/b</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a+b</i>	<i>a/b</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a+b</i>	<i>a/b</i>
Кушение	1,08±0,08	0,39±0,03	1,47	2,75	2,4±0,17	0,53±0,02	2,93	4,52	1,05±0,08	0,38±0,03	1,43	2,73
Стеблевание	1,62±0,2	0,59±0,04	2,20	2,75	4,49±0,25	0,97±0,03	5,46	4,60	1,67±0,13	0,61±0,04	2,28	2,74
Колошение	1,93±0,12	0,71±0,05	2,65	2,7	3,67±0,24	1,62±0,06	5,30	2,36	1,91±0,11	0,7±0,04	2,61	2,73
Цветение	1,9±0,12	0,65±0,05	2,55	2,91	2,8±0,22	1,47±0,1	4,27	1,90	1,85±0,14	0,64±0,04	2,5	2,88

Известно, что при сокращении расстояния между корнями и листьями усиливается обмен между ними [5]. У гибрида Dwarf 1 отсутствие стебля и формирование розеточных листьев чрезвычайно сближает корень и листья. Возможно, это является одной из причин усиленного синтеза хлорофилла у Dwarf 1.

В фазе колошения у родительских форм отмечается максимальное содержание зеленых пигментов, а у гибридных растений, в связи с началом вымирания, наблюдается небольшой спад суммы хлорофилла *a* и *b* за счет снижения *a*. В противоположность этому уровень хлорофилла *b* достигает максимума.

В фазе цветения содержание хлорофилла у гибрида и его родительских форм снижается. Тем не менее, гибрид по этому показателю превосходит родительские формы в 1,7 раз. В соответствии с происходящими изменениями по фазам развития меняется и соотношение *a/b*. В фазах колошения и цветения соотношение хлорофилла *a/b* закономерно уменьшается, что,

вероятно, связано со старением листьев и сравнительно интенсивным разрушением хлорофилла *a* [5].

Взаимодействие сильных аллелей доминантных комплементарных генов карликовости приводит к нарушению эндогенной регуляции роста, раннему прекращению онтогенетического развития гибридных растений в состоянии травянистых пучков (Dwarf I). В семенах этого гибрида обнаружены вещества антигиббереллиновой природы, а в листьях в фазе трубкования родительских форм наблюдается накопление ингибирующих веществ, количество которых увеличивается в фазе колошения [9]. Предполагается, что накопление ингибирующих веществ препятствует переходу гибридных растений от кушения в следующую фазу развития.

Растения полуметельной формы гибридной карликовости Dwarf II, в отличие от Dwarf I, завершают репродуктивное развитие, образуя небольшое количество шумных зерновок. Морфологические различия гибрида и его родительских форм представлены в табл. 4.

Таблица 4. Морфологические показатели гибрида Dwarf II и его родительских форм

Образец	Высота растений, см	Плодотворная кустистость, шт/раст.	Длина главного колоса, см	Число зерен с главного колоса, шт
Ambu ♀	104,9±1,55	4,2±0,25	9,1±0,32	36,0±1,1
Ambu x Дельфи F ₁	28,7±1,07	5,6±0,43	8,1±0,29	5,2±0,4
Дельфи ♂	124,5±1,62	4,4±0,16	10,9±0,24	42,0±0,7

С начала онтогенеза в фазах кушения и стеблевания у гибрида (Ambu x Дельфи) F₁ наблюдается большое накопление хлорофилла, превышающее уровень родительских форм в 1,6-1,8 раза (табл. 5). В этих фазах отмечается интенсивный синтез хлорофилла *a* и некоторое повышение уровня хлорофилла *b*. В фазах колошения, цветения соотношение хлорофиллов *a* и *b* значительно снижается (2,8-2,9), хотя сохраняется их повышенное содержание по сравнению с родительскими формами. В этом случае усиленный синтез хлорофилла не обеспечивает нормального развития гибридного организма. Обсуждая возможные физиологические нарушения при проявлении гибридной карликовости, исследователи выяснили, что в семенах гибридов

Таблица 5. Динамика содержания хлорофилла у гибридного карлика типа Dwarf II, мг/г сыр.веса

Фаза развития	Ambu ♀				Dwarf II F ₁				Frisco ♂			
	Хлорофилл											
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a/b</i>	<i>a/b</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a/b</i>	<i>a/b</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a/b</i>	<i>a/b</i>
Кушение	1,05± 0,08	0,38± 0,03	1,43	2,73	2,12± 0,15	0,5± 0,04	2,62	4,4	1,1± 0,08	0,38± 0,02	1,48	2,90
Стеблевание	1,67± 0,13	0,61± 0,04	2,28	2,74	3,0± 0,21	0,74± 0,03	3,74	4,0	1,74± 0,04	0,61± 0,04	2,35	2,85
Колошение	1,91± 0,11	0,70± 0,04	2,61	2,73	4,56± 0,28	1,65± 0,09	6,21	2,8	1,96± 0,11	0,73± 0,03	2,70	2,68
Цветение	1,85± 0,14	0,64± 0,04	2,50	2,88	4,4± 0,24	1,52± 0,08	5,92	2,9	1,88± 0,11	0,66± 0,04	2,54	2,85

типа dwarfness (Dwarf II, Dwarf III) имеется сравнительно высокий уровень гиббереллиноподобных веществ. В листьях этих же гибридов в фазе трубкования, наряду со стимуляторами роста, обнаруживаются и ингибиторы, количество которых в фазе колошения очень незначительно [9].

Растения гибрида типа Dwarf III (витальная форма) до фазы кушения развиваются нормально. При полном кушении они характеризуются обильным побегообразованием и светло-зелеными листьями. В конце вегетации гибрид отличается множеством тонких стеблей, мелких колосьев и зерен (табл. 6).

Таблица 6. Морфологические показатели гибрида Dwarf III и его родительских форм

Образец	Высота растений, см	Продуктивная кустистость, шт/раст.	Длина главного колоса, см	Число зерен с главного колоса, шт
Дельфи ♀	124,5±1,62	4,4±0,16	10,9±0,24	42,0±0,68
Дельфи × Бенгалензе F ₁	115,1±2,24	6,7±0,33	7,2±0,32	28,1±0,72
Бенгалензе ♂	128,7±1,4	4,1±0,24	9,3±0,22	43,0±0,61

Изучение динамики содержания хлорофилла у витального гибрида типа Dwarf III выявило некоторые различия в темпе его синтеза и накопления (табл. 7).

Таблица 7. Динамика содержания хлорофилла у гибридного карлика типа Dwarf III, мг/г сыр.веса

Фаза развития	Дельфи ♀				Dwarf III F ₁				Бенгалензе ♂			
	Хлорофилл											
	a	b	a+b	a/b	a	b	a+b	a/b	a	b	a+b	a/b
Кушение	1,10± 0,08	0,38± 0,02	1,48	2,90	0,97± 0,05	0,33± 0,01	1,26	2,8	1,12± 0,01	0,39± 0,03	1,50	2,88
Стеблевание	1,74± 0,11	0,61± 0,04	2,35	2,85	1,33± 0,09	0,46± 0,03	1,80	2,9	1,7± 0,13	0,61± 0,04	2,30	2,83
Колошение	1,96± 0,11	0,73± 0,03	2,70	2,68	1,92± 0,11	0,71± 0,06	2,63	2,7	1,9± 0,16	0,71± 0,05	2,61	2,67
Цветение	1,88± 0,11	0,66± 0,04	2,54	2,85	1,87± 0,12	0,67± 0,02	2,54	2,7	1,85± 0,16	0,65± 0,04	2,50	2,84

В фазах кушения и стеблевания гибридные растения затерживаются в росте и отстают от родительских форм по содержанию хлорофилла. Перед колошением они быстро полниваются в росте. В фазе колошения содержание хлорофилла у них повышается, достигая уровня родительских форм, а цветения - у всех образцов наблюдается снижение его уровня.

Таким образом, интенсивность накопления хлорофилла в листьях гибридов определяется типом депрессивности. Карликовый гибрид Dwarf I отличается усиленным синтезом и большим накоплением хлорофилла, что не способствует нормальному завершению онтогенеза гибридных растений. Предполагается, что увеличение ингибирующих веществ в фазе трубкования родительских форм приводит к усилению распада и ослаблению синтеза

хлорофилла *a*. У гибрида Dwarf II близкое расстояние полирно расположенных ассимилирующих систем — корней и листьев, низкий уровень ингибиторов, высокий уровень содержания хлорофилла не обеспечивают нормального хода роста и развития, и они сильно отстают от родительских форм по высоте, зернообразованию и темпу развития (15-20 дней). Вероятно, в этом случае, как и в предыдущем (Dwarf I), у гибридов происходит синтез и накопление неактивных молекул хлорофилла. У витального гибрида Dwarf III, в отличие от Dwarf I и Dwarf II, снижение содержания ингибиторов и повышение уровня хлорофилла наравне с родительскими формами полностью обеспечивают нормальную жизнедеятельность гибридного организма.

ЛИТЕРАТУРА

1. Александров В.Г. Анатомия растений. "Высшая школа", М., 117-118, 1966.
2. Гавриленко В.Ф., Ладыгина М.Б., Хандобина Л.М. Большой практикум по физиологии растений. М. "Высшая школа". 392с, 1975.
3. Генкель П.А. Физиология сельскохозяйственных растений. Т-IV-физиология пшеницы. Изд. Моск. Ун-та, 553 с., 1965.
4. Дорифеев В.Ф., Градчанникова О.Д. Тр. по прикл. бот. генет. и сел. Л., 44, вып. 1, 57-75, 1971.
5. Казарян В.О. Физиологические аспекты эволюции от древесных к травам. Л., Наука, 87, 94, 181, 251, 1990.
6. Лазаревич С.В. Весті Акад. аграр. наук Беларусі, 1: 37-39, 1998.
7. Практикум по физиологии растений. Под ред. Третьякова Н.Н., М., 1990, Агропромиздат с. 63, 116, 163.
8. Садоян Р.Р., Давтян В.А. Мат-лы XV международного симпозиума. "Нетрадиционное растениеводство. Эниология. Экология и здоровье". III с'езд селекціонерів. 273-274, 3-10 сентября, Алушта, Симферополь, 2006.
9. Саркисян Н.С., Петросян А.С. Тр. АрмНИИЗ, сер. "Пшеница", 1, 28-36, 1978.
10. Саркисян Н.С., Петросян А.С., Казарян М.Х., Бабаджанян Г.А. Сб.Науч.Тр. АРМ НИИЗ. Технология возделывания, селекция и семеноводство полевых культур. 1980.
11. Чайка М.Т., Савченко Г.Е. Биосинтез хлорофилла в процессе развития пластид. Минск, изд. "Наука и техника", 167с., 1981.
12. Шульгин И.А. Растение и солнце, Ленинград, 1973;
13. Hermesen J.G. Hybrid dwarfness in wheat. Euphytica, 16.1. 134-162, 1967.

Поступила 04 IV.2007