



•Փորձարարական և տեսական հոդվածներ •Экспериментальные и теоретические статьи•
•Experimental and theoretical articles•

Биолог. журн. Армении, 3 (67), 2015

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ ГИБРИДНОГО КАРЛИКА ПШЕНИЦЫ Dwarf I

Р.Р. САДОЯН

Научный центр земледелия Министерства сельского хозяйства РА
ruzannasad@mail.ru

Исследовано влияние комплементарных генов гибридной карликовости на деятельность корневой системы, интенсивность фотосинтеза, активность каталазы и хлорофиллазы у гибридного карлика пшеницы Dwarf I. Выявлено, что взаимодействие комплементарных доминантных генов карликовости оказывает многостороннее влияние на онтогенетическое развитие гибрида. Гибридная депрессия проявлялась коррелятивно в надземных и подземных органах растения.

Пшеница – гибридная депрессивность – корневая система – фотосинтез – хлорофиллаза – каталаза

Ուսումնասիրվել է հիբրիդային գաճաճության կոմպլեմենտար գեների ազդեցությունը ցորենի Dwarf I գաճաճ հիբրիդի արմատային համակարգի գործունեության, ֆոտոսինթեզի ինտենսիվության, կատալազի և քլորոֆիլազի ակտիվության վրա: Բացահայտվել է հիբրիդային գաճաճության դոմինանտ կոմպլեմենտար գեների փոխազդեցության բազմակողմանի դրսևորումը գաճաճ հիբրիդի օնտոգենետիկ զարգացման վրա: Ճնշվածությունը կորելյատիվորեն է արտահայտվում բույսի վերգետնյա և ստորգետնյա օրգաններում:

Ցորեն – հիբրիդային ճնշվածություն – արմատային համակարգ – ֆոտոսինթեզ – քլորոֆիլազ – կատալազ

The action of hybrid complementary genes of Dwarf I on the functioning of root system of plant, intensity of photosynthesis and on catalase and chlorophyllase activity was investigated. The comprehensive manifestation of hybrid complementary dominant genes interaction was revealed during the ontogenetic developments.

Wheat – hybrid depression – root system – photosynthesis – chlorophyllase – catalase

В эволюции пшеницы в отдельных регионах мира произошли естественные отрицательные доминантные мутации, которые при взаимодействии приводят к неизбежному возникновению депрессивных или летальных гибридных растений, тем самым препятствуя успешной реализации селекционных программ [12]. Изучение этой проблемы имеет большое практическое значение в связи с тем, что многие ценные сорта современной селекции являются носителями генов депрессивности. Одновременное содержание различных

доминантных генов депрессивности в одном генотипе приводит к их совместному проявлению и усилению угнетенности гибридного организма.

Сцепленность генов депрессивности с генами, детерминирующими хозяйственно-ценные признаки (высокобелковость, иммунитет к различным заболеваниям, конкурентоспособность, масса зерен), в какой-то мере способствует распространению генов депрессивности [6]. Генетические факторы, при определенном сочетании приводящие к нарушению регуляторных механизмов жизнедеятельности, широко распространены в роде *Triticum* (33-96%), имеют многообразное проявление (гибридный некроз, хлорозы, гибридная карликовость), комплементарный характер и отличаются четкой видовой, биотипической и географической локализацией [7, 18].

Деятельность трех различных независимых комплементарных генетических систем (гибридный некроз, красный и белокрапчатый хлорозы) приводит к идентичным физиологическим изменениям: разрушению ассимиляционного аппарата, распаду пигментов и снижению уровня жизнедеятельности. Каждая форма депрессивности имеет свое четкое морфологическое проявление, специфическое развитие и конечный результат [7, 9, 11].

В отличие от указанных типов депрессивности, гибридная карликовость (hybrid dwarfness) характеризуется интенсивным синтезом и большим накоплением неактивных молекул хлорофилла с низким уровнем жизнедеятельности гибридов [7].

Гены, детерминирующие явление гибридной карликовости, распространены (70%) у различных видов пшениц. Карликовые гибриды возникают при скрещивании нормальных растений. Оплодотворение и образование семян происходит нормально. Согласно гипотезе Hermsen, гибридная карликовость проявляется при комплементации трех доминантных генов (D_1 , D_2 , D_3), которые имеют различную степень доминантности. В зависимости от наличия гена D_3 гибридная карликовость проявляется в F_1 или F_2 . В различных фазах развития в зависимости от генотипа родительских форм гибридные растения приобретают характерные черты габитуса dwarfness с различным уровнем жизнеспособности. По степени развития гибридные карлики проявляются в трех различных формах: Dwarf I – летальная форма, Dwarf II – полuletальная и Dwarf III – витальная [13].

Dwarf I – летальная, наиболее сильная форма dwarfness. Симптомы карликовости проявляются в фазе 1-2 листьев (фенокритическая фаза). В онтогенезе развиваются растения с жесткими, темно-зелеными утолщенными листьями с замедленным темпом развития. Образуется большое количество боковых побегов, растения приобретают хохлокообразный вид и погибают, а в некоторых случаях – в состоянии 2-3 листьев. Летальная фаза наступает в фазе колошения родительских форм [13].

Взаимодействие генов гибридной карликовости оказывает многостороннее влияние на особенности онтогенетического развития гибридного поколения [7, 10].

У гибрида Dwarf I депрессия проявляется в морфологических и анатомических показателях. Гибрид по высоте растения уступает родительским формам примерно в 5 раз, длине листьев – 2,3-2,4 раза, а по площади листьев – 6,2 раза. При сильном уменьшении длины и площади листьев меняется также анатомическое строение листа. Сокращается число устьиц в 2,1-2,6 раза, а длина и площадь клеток эпидермиса увеличивается. Такая представленность устьичного аппарата свидетельствует о том, что комплементация генов гибридной карликовости (D_1 , D_2 , D_3) приводит к изменениям морфоструктурной организации мезофилла листа. Депрессия проявляется также интенсивным синтезом и большим накоплением неактивных молекул хлорофилла [7, 15].

Изучение динамики содержания хлорофилла у гибрида Dwarf I показало, что в различных фазах онтогенетического развития (кущение, стеблевание, колошение, цветение) содержание хлорофилла превосходит родительские формы примерно в 1,7-2,4 раза. В фазе стеблевания родительских форм у гибрида содержание хлорофилла достигает максимума (5,46 мг/г), а в фазе колошения оно составляет (5,3 мг/г). Наблюдается спад уровня хлорофилла в связи с началом вымирания гибрида. В соответствии с происходящими изменениями по фазам развития нарушается и соотношение хлорофилла а/б. Отсутствие стебля и формирование розеточных листьев чрезвычайно сближает корень и листья. При сокращении расстояния между корнями и листьями усиливается обмен между ними [3, 4, 11]. Возможно, это является одной из причин усиленного синтеза хлорофилла у гибрида Dwarf I.

Целью наших исследований было выяснение некоторых физиологических аспектов влияния комплементарных генов гибридной карликовости на онтогенетическое развитие гибридного организма.

Материал и методика. Наши исследования проводились на Эчмиадзинской базе Армянского научного центра земледелия, которая находится в Араратской зоне республики. Зона характеризуется сухим, резко континентальным климатом. Возделывание сельскохозяйственных культур ведется в условиях орошения.

В качестве родительских форм брались австралийские яровые сорта пшениц – Frisco ($D_1d_2d_3$) и Amby ($d_1D_2D_3$), которые являются носителями сильных аллелей D генов и используются в качестве тестеров для обнаружения этих генов. Гибриды F_1 получены методом искусственного опыления. Кастрированные колосья брались под пергаментные изоляторы, затем через 3-5 дней опылялись. И семена первого гибридного поколения, и родительские формы высевались в 5-килограммовых вазонах в трехкратной повторности каждый.

Интенсивность фотосинтеза определяли методом мокрого сжигания по Аликову, объем и поглотительную поверхность корней методом Сабинина и Колосова [8]. Определение активности каталазы основано на учете распада перекиси с последующим титрованием перманганатом калия [5]. Определение активности хлорофиллазы проводилось выделением и количественным определением протохлорофилла с использованием полярных и неполярных растворителей [1]. Математическая обработка полученных данных проводилась по Доспехову [2].

Результаты и обсуждение. В ходе индивидуального развития карликовых гибридов наблюдаются существенные изменения в синтезе белков и пигментов, интенсивности фотосинтеза, фертильности пыльцы и уровне радиорезистентности. Выявлены некоторые аспекты физиологии dwarfness [7, 11, 16, 17].

У гибрида Dwarf I, наряду с депрессией надземных частей, выявлены значительные изменения и в корневой системе. Поглотительная деятельность корневой системы является активным процессом, который непосредственно связан с жизнедеятельностью и развитием надземных органов растения. Полученные нами данные согласуются с мнением о том, что интенсивность поглотительной деятельности корней при одинаковой потребности растений в питательных веществах и воде в значительной мере определяется их объемом [14].

В ходе наших исследований выяснилось, что родительские формы гибрида по объему, адсорбирующей и рабочей поглотительной поверхностям существенно не различаются (рис.1).

Выяснено, что по сравнению с родительскими формами у гибрида сокращаются объем корней (5,9-5,3 раза) и общая поглотительная поверхность (1,5-1,4 раза). Уменьшение общей поглотительной поверхности корней у Dwarf I компенсируется увеличением процента рабочей поглотительной поверхности (46,2%) от общей, что превосходит родительские формы на 9,07-8,2%. Из этого следует, что морфоструктурные изменения поглотительной поверхности корней направлены на обеспечение жизнедеятельности растений.

Растение мобилизует все свои резервы, однако генетически обусловленная депрессия приводит к летальному исходу и оно не достигает репродуктивного развития. Активная поглощающая и метаболическая функция корней является важным внутренним фактором усиления синтеза хлорофилла в листьях. Выявлено, что интенсивный синтез и большое накопление хлорофилла не обеспечивают нормальную жизнедеятельность гибридного организма [11].

Такое мнение подтверждается данными ассимиляционной деятельности листьев (табл. 1).

Существует прямая зависимость между поглотительной способностью корней и фотосинтетической активностью листьев [15]. Хотя гибрид по содержанию

хлорофилла превосходит родительские формы в два раза, однако эффективность использования молекул хлорофилла в фотосинтезе снижается.

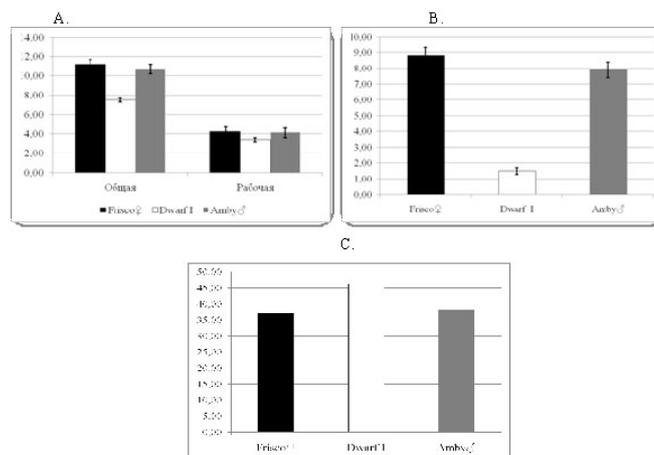


Рис. 1. Деятельность корневой системы гибрида Dwarf I и его родительских форм
 А. Адсорбирующая поверхность, дм²; В. Объем корней, см³;
 С. % рабочей поглотительной поверхности от общей

Таблица 1. Интенсивность фотосинтеза у карликового гибрида пшеницы типа Dwarf I и его родительских форм в фазе колошения

N	Образец	Интенсивность фотосинтеза, мг/дм ² /ч	Содержание хлорофилла, мг/г
1	Frisco ♀	32,07 + 2,29	2,65
2	Dwarf I (Frisco x Amby) F ₁	11,86 + 1,36	5,30
3	Amby ♂	30,34 + 2,23	2,61

t факт. > t теор. (4,6), разность существенна при 1% уровне значимости.

Несмотря на то что у гибрида Dwarf I процент рабочей поглотительной поверхности от общей сравнительно большой (46,2), тем не менее следует полагать, что интенсивность поглощения низкая. У гибридного карлика Dwarf I онтогенез завершается в фазе кущения. Vegetация, по-видимому, сокращается за счет выпадения последующих фаз. В онтогенезе структура и функция соответствуют друг другу. У гибридного растения отсутствие органов воспроизведения является важным фактором снижения (2,5-2,7 раз) активности фотосинтеза. Отсутствие колосьев у Dwarf I нарушает донорно-акцепторные отношения между листьями (поставщики ассимилятов) и генеративными органами (потребители). Как правило, накопленные ассимиляты подавляют интенсивность фотосинтеза. Происходит перекорм листьев ассимилятами, в результате чего интенсивность фотосинтеза падает [4].

Корне-лиственная функциональная связь регулируется метаболическими процессами, в которых активное участие принимают ферменты. Депрессия проявляется коррелятивно в надземных и подземных органах. Нарушается каталазная активность в листьях и корнях. В жизнедеятельности гибрида важное значение имеет метаболизм корневой системы. Роль генотипа крайне важна при формировании корневой системы и способности экстракции воды [14]. Синтез хлорофилла в листьях

во многом зависит от активности гемсодержащих ферментов, в частности от каталазы, поступающей с пасокой в листья и участвующей в синтезе хлорофилла [15].

Выяснилось, что в фазе трубкования в листьях гибрида Dwarf I активность каталазы выше на 26,5-22,5%, а корнях ниже на 9,9-11,6% по сравнению с родительскими формами (рис.2).

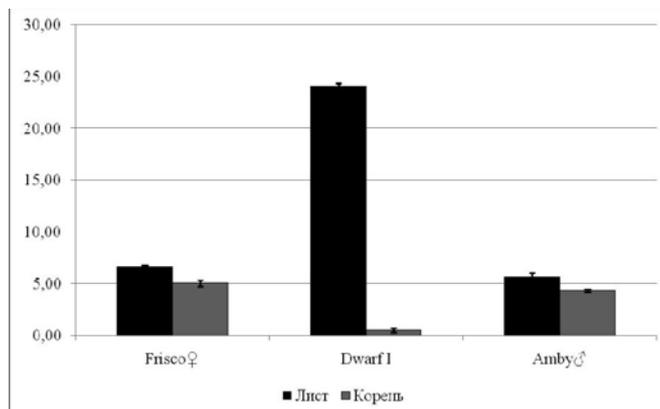


Рис. 2. Активность каталазы, мг/г сырого веса

Из-за низкого уровня каталазной активности в корнях у гибрида, в отличие от родительских форм, синтез хлорофилла протекает очень медленно. Направление деятельности хлорофиллазы в листьях пшеницы обуславливается активностью каталазы в корневой системе [14]. В корневой системе каталаза, а в надземной части хлорофиллаза, их количество и функции взаимосвязаны и дополняют друг друга.

Активность хлорофиллазы в листьях родительских растений имеет синтетическую, а у гибрида Dwarf I гидролитическую активность (табл. 2).

Таблица 2. Активность хлорофиллазы у гибрида Dwarf I и его родительских форм, мг/гр сыр.веса

N	Образец	Сумма хлорофилла		Хлорофиллид		% изменения хлорофиллазы
		контроль	опыт	контроль	опыт	
1	Frisco ♀	0,05882	0,077	0,01988	0,0162	18,5
2	Dwarf I (Frisco x Amby) F ₁	0,0852	0,072	0,02485	0,0368	48,0
3	Amby ♂	0,05305	0,0711	0,02152	0,1774	17,6

В фазе трубкования в листьях родительских растений после инкубации содержание хлорофилла возрастает (Frisco-17,0%, Amby-16,2%) при значительном уменьшении хлорофиллида. У гибрида Dwarf I наблюдается понижение содержания хлорофилла на 15,0% и увеличение содержания хлорофиллида с одновременным спадом активности хлорофиллазы, что свидетельствует о ее гидролитической активности.

Таким образом, взаимодействие доминантных генов карликовости приводит к глубоким изменениям регуляторных механизмов жизнедеятельности гибридного организма. Депрессия проявляется коррелятивно в надземных и подземных органах растений. Снижается мощность и общая поглотительная поверхность

корней, что компенсируется процентным увеличением рабочей поверхности от общей. Изменяются донорно-акцепторные отношения между листьями и корнями. Нарушается соотношение каталазной активности в листьях и корнях гибрида. Наблюдается интенсивный синтез хлорофилла с пониженной функциональной активностью, что подтверждается слабой ассимиляционной деятельностью листьев. Несмотря на мобилизацию всего потенциала гибридного организма, генетически обусловленная депрессия предопределяет отклонения от нормального хода онтогенеза и преждевременную гибель растения. У гибрида онтогенез завершается в фазе кущения за счет выпадения последующих фаз.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Гавриленко В. Ф., Ладыгина М. Б., Хандобина Л. М.* Выделение и количественное определение протохлорофилла с использованием полярных и неполярных растворителей. Большой практикум по физиологии растений. М., "Высшая школа", с. 151-153, 1975.
2. *Доспехов Б.А.* Методика полевого опыта. М., "Колос", с.225-226, 1985.
3. *Казарян В.О.* Физиологические аспекты эволюции от древесных к травам. Л., "Наука", с.293, 1990.
4. *Мокронос А.Т., Гавриленко В.Ф.* Фотосинтез, физиолого-экологические и биохимические аспекты. "Издательство Московского университета", с.269-276, 1992.
5. *Плешков Б.П.* Практикум по биохимии растений. М., "Колос", с.138-139, 1968.
6. *Пухальский В. А., Мартынов С.П., Добротворская Т.В.* Гены гибридного некроза пшениц. Теория вопроса и каталог носителей летальных генов. М., с 316, 2002.
7. *Садоян Р.Р.* Гибридная депрессивность пшеницы (История вопроса и каталог сортов по генам депрессивности различных типов). Ереван, с.196, 2008.
8. *Третьяков Н.Н.* Практикум по физиологии растений М. ВО. "Агропромиздат", с.109-113, с.163-165, 1990.
9. *Bishop D.L., Bugbee B.G.* Photosynthetic capacity and dry mass partitioning in dwarf and semi-dwarf wheat (*Triticum aestivum* L.). *J. Plant Physiol.* Vt11. 153, 558-565, 1998.
10. *Edmeades G.O., McMaster G.S., White J.W., Campos H.* Genomics and the physiologist: bridging the gap between genes and crop response. *Field Crops Research*, 90, 5-18, 2004.
11. *Fischer R.A.* Wheat physiology: a review of recent developments *Crop and Pasture Science*, 62, 2, 95-114, 2011.
12. *Foulkes M. J., Snape J. W., Shearman V.J., Reynolds M.P., Gaju O., Sylvester-Bradley R.* Genetic progress in yield potential in wheat: recent advances and future prospects, *Journal of Agricultural Science*, 145, 17-29, 2007.
13. *Hermesen J. G.* Hybrid dwarfness in wheat. *Euphytica*, 16, 1, 134-162, 1967.
14. *Manschadi A.M., Christopher J, deVoil P, Hammer G.L.* The role of root architectural traits in adaptation of wheat to water-limited environments. *Functional Plant Biology*, 33, 823-837, 2006.
15. *Morgan J. A., Lecain D. R., Wells R.* Semi dwarfing genes concentrate photosynthetic machinery and affect leaf gas ex-change of wheat. *Crop Sci.*, 30, 602-608, 1990.
16. *Sadoyan R. R.* Breeding Importance of the Hybrid Depression Problem and Possible Ways of Its Overcoming. *American Journal of Agriculture and Forestry*, 3, 3, pp. 116-119, 2015.
17. *Sadoyan R. R.* Features of Ontogeny of Wheat Hybrid of Type Dwarf II. *Agriculture, Forestry and Fisheries*, 4, 3, pp. 101-105, 2015.
18. *Zeven A.C.* Geographical distribution of genes causing hybrid dwarfness in hexaploid wheat of the old world. *Euphytica*, 19, 33-39, 1970.

Поступила 03.04.2015