

УДК 631.527.633.11

Р.Р. САДОЯН, К.Г. АЗАРЯН

## СРАВНИТЕЛЬНОЕ МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ СТРУКТУРЫ СТЕБЛЯ КАРЛИКОВЫХ ГИБРИДОВ ПШЕНИЦЫ

В результате комплементации доминантных генов гибридной карликовости возникает депрессивность как по морфологическим, так и по анатомическим показателям стебля.

Гибрид типа Dwarf II более депрессирован, что выражается в резком подавлении роста растений, уменьшении числа и размеров сосудистых пучков. Выяснилось, что уменьшение диаметра стебля гибрида Dwarf II происходит за счет уменьшения его полой части, при этом функционирующая поверхность не уменьшается.

Гибридный карлик типа Dwarf III варьирует в сторону уменьшения диаметра стебля. Слабое развитие механического кольца частично компенсируется большим числом расположенных в нем сосудистых пучков. У гибрида Dwarf II и Dwarf III паренхимная ткань развита хорошо.

Явление гибридной карликовости возникает при скрещивании нормальных растений в первом или во втором гибридном поколении в результате комплементации доминантных  $D_1$ ,  $D_2$ ,  $D_3$  генов. По генам гибридной карликовости изучено 1059 сортов различных видов пшениц. Носителями доминантных генов карликовости оказались 71,24% изученных сортов.

Карликовые гибриды проявляются в различные периоды онтогенетического развития в зависимости от генотипа скрещиваемых сортов [1, 2]. По степени развития они делятся на три типа. Это:

1. Dwarf I – летальная форма Dwarfness, т.е. бесплодные растения, которые погибают в состоянии травянистых пучков или хохолков (рис. 1).

2. Dwarf II – промежуточная, полuletальная форма Dwarfness. Гибридные растения имеют темно-зеленые листья, короткие продуктивные стебли с полустерильными колосьями. Установлено [3], что по количественным признакам гибриды этого типа сильно депрессированы и превосходят родителей лишь по общей кустистости (рис. 2).

Гибрид типа Dwarf II более депрессирован по росту стебля и числу колосков в несколько укороченных колосьях. Следует отметить, что, несмотря на некоторое повышение продуктивной кустистости, выход зерна с одного растения вследствие множества полустерильных колосьев в 4–6 раза меньше, чем у родителей.

3. Dwarf III – по депрессивности самая слабая, плодовая форма Dwarfness. Эти гибриды в период полного кущения отличаются обильным побегообразованием, светло-зелеными листьями и отставанием от родителей по высоте стебля. К началу колошения они быстро поднимаются в

росте, но не достигают высоты родительских форм. В конце вегетации растения типа Dwarf III отличаются обилием тонких, неполегающих стеблей с мелкими колосьями и часто со шуплым зерном. По количественным признакам [3] гибриды этого типа карликовости меньше отличаются от родительских форм, чем Dwarf II (рис. 3).

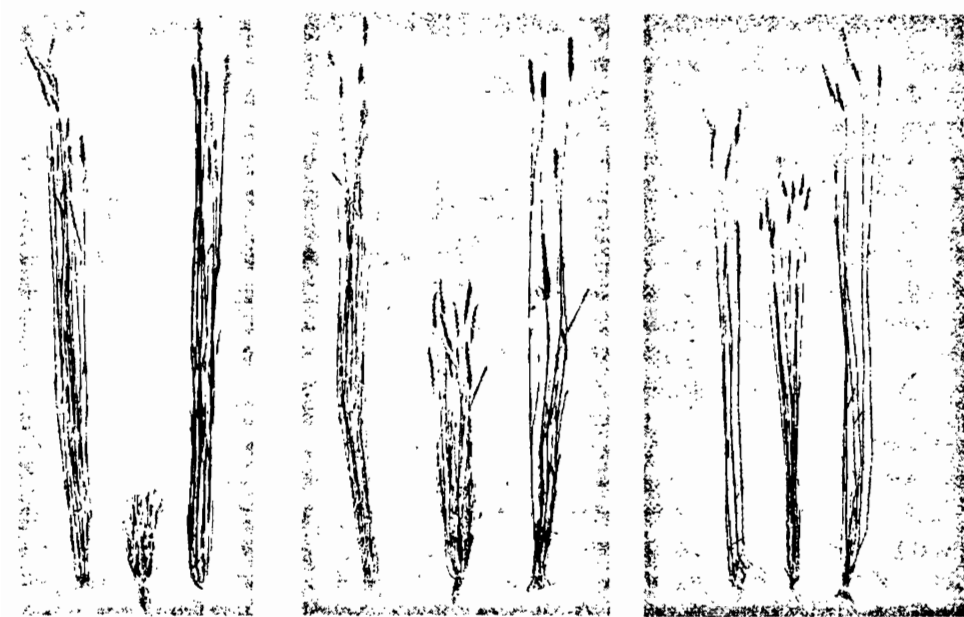


Рис. 1. Гибрид типа Dwarf I (Frisko×Kawkaz F<sub>1</sub>).

Рис. 2. Гибрид типа Dwarf II (Амбу×Дельфи F<sub>1</sub>).

Рис. 3. Гибрид типа Dwarf III (Дельфи×Бенгалензе F<sub>1</sub>).

Обсуждая физиологический механизм возникновения гибридной карликовости, Гермсен [2] предполагал, что под влиянием Д генов в гибридах синтезируются вещества антигиббереллиновой природы, которые задерживают ростовые процессы.

Бабаджанян в 1974 г. [1] выдвинул новую концепцию возникновения типов Dwarfness, предполагая, что система Д генов блокирует эндогенные активные вещества и тем самым задерживает рост растения.

По нашим неопубликованным данным, комплементация генов гибридной карликовости отражается также на содержании пластидных пигментов и интенсивности фотосинтеза у гибридных растений.

В литературе вопрос полегания и продуктивности пшеницы рассматривается с учетом строения стебля [4–8].

У продуктивных сортов озимой мягкой пшеницы наблюдались увеличение диаметра междоузлий, толщины склеренхимного кольца, размеров сосудистых пучков и паренхиматизация соломины, что повышало выполненность стебля и устойчивость к полеганию [9].

Соотношение высоты и толщины стебля является одним из важных параметров, характеризующих неполегаемость пшеницы [4, 10]. Известно, что в прочности стебля определенное значение имеет анатомическое строение второго междоузлия [11]. При этом чем сильнее развита механическая ткань стебля, особенно в базальной его части, тем выше устойчивость растения к полеганию [12]. Известно также, что повышению прочности стебля

способствует толщина клеточных оболочек механической ткани. Широкое механическое кольцо вместе с сосудистыми пучками, составляя "скелет" стебля, определяет устойчивость растений к полеганию [5].

Сравнительное изучение длинно- и короткостебельных сортов мягкой яровой пшеницы выявило наличие прямой корреляции между структурой стебля и его полегаемостью. У длинностебельных, неустойчивых к полеганию сортов склеренхима и сосудистые пучки развиты слабее, чем у устойчивых, короткостебельных сортов [13].

Изучение проводящих пучков паренхимы у различных по плоидности видов пшеницы показало увеличение их диаметра. При этом наибольшее увеличение размеров проводящих пучков обнаруживалось при формировании тетраплоидов. Дальнейшее объединение генов практически не привело к увеличению пучков [14].

С целью выявления корреляции между степенью депрессированности морфологических показателей (высота растений, продуктивная кустистость, количество колосков, выполненность колосьев и др.) и строением стебля нами были изучены вторые междоузлия главных стеблей.

**Материал и методика.** Эксперимент проведен на опытном участке АрмСХА в условиях Арагатской равнины в 1995–1998 годах. Гибриды мягкой пшеницы первого поколения ( $F_1$ ) получены методом принудительного опыления с предварительной изоляцией и кастрацией родительских форм.

Анатомические исследования проведены на срезах вторых междоузлий главных стеблей гибридов и их родительских форм в фазе цветения. Срезы сделаны бритвой от руки, окрашены сафранином, заключены в глицерин-желатин [15]. Измерения анатомических показателей выполнены при помощи окуляр-микрометра МОВ–1–15Х. Изучались диаметр стебля, ширина паренхимной и механической ткани, толщина оболочек клеток механической ткани, число и размеры проводящих пучков. Данные, полученные по морфологическим и анатомическим показателям, подвергались математической обработке по Доспехову [16].

**Результаты и обсуждение.** Результаты исследований ряда морфологических показателей изученных нами гибридов и их родительских форм представлены в табл. 1.

Таблица 1

*Некоторые морфологические показатели карликовых гибридов пшеницы*

Образцы	Высота растений, см	Продуктивная кустистость	Длина главного колоса, см	Количество колосков
Дельфи	125,1±1,40	4,3±0,1	11,1±0,30	18,3±0,40
Dwarf III $F_1$ Дельфи × Бенгалензе	112,2±1,02	6,3±0,2	6,0±0,16	14,6±0,40
Бенгалензе	131,4±0,92	4,2±0,14	8,0±0,14	19,0±0,50
Эмби	103,1±1,20	4,1±0,10	8,8±0,18	17,2±0,50
Dwarf II $F_1$ ЭмбихДельфи	27,5±0,70	5,3±0,17	7,73±0,07	9,7±0,40
Дельфи	121,3±1,40	4,3±0,10	11,1±0,30	18,3±0,40

Как показывают данные, у гибрида Dwarf III наблюдается увеличение продуктивной кустистости, что обуславливает формирование большого чис-

ла коротких, мелких колосьев. Выход зерна с одного растения занимает промежуточное положение, хотя гибрид по высоте растений, длине главного колоса и числу колосков в нем уступает родительским формам.

Результаты анатомических исследований показали, что строение стеблей карликовых гибридов Dwarf III и Dwarf II определенным образом отличается от родительских форм (табл. 2).

Таблица 2

*Некоторые анатомические показатели стебля карликовых гибридов пшеницы*

Варианты	Диаметр, мкм		Толщина, мкм			Количество сосудистых пучков			Радиальный размер пучков, мкм
	стебля	полый сердцевинны	мех. ткани	паренх. ткани	оболочек клеток мех. ткани	общее число	паренх. ткань	мех. ткань	
Дельфи	2990±5,3	1886±2,8	122±2,1	430±2,5	4,5±0,2	40	28,1±0,5	12±0,6	237,4±1,9
Dwarf III F <sub>1</sub> Дельфи × Бенгалензе	2720±3,7	1616±3,7	92±2,3	460±3,8	3,6±0,1	46	28,0±0,6	18±0,5	207,9±2,8
Бенгалензе	3200±3,9	2166±2,7	98±1,9	419±3,8	3,0±0,1	43	28,13±0,5	15±0,5	200,3±2,8
Эмби	3145±3,5	2073±2,6	92±1,8	444±3,6	2,4±0,1	42	27,2±0,5	15,1±0,4	228,2±3,2
Dwarf II F <sub>1</sub> Эмби×Дельфи	2169±4,0	1017±2,7	96±2,3	480±2,6	2,2±0,1	33	20±0,6	13±0,5	205,2±3,1
Дельфи	2990±5,3	1886±2,8	122±2,1	430±2,5	4,5±0,2	40	28,1±0,5	12±0,6	237,4±1,9

Установлено, что гибридная комбинация Дельфи × Бенгалензе (Dwarf III) по диаметру стебля и ширине механической ткани уступает родителям. Эта ткань состоит из клеток более округлой формы, толщина оболочек которых занимает среднее положение между родителями.

Таблица 3

*Соотношение числа сосудистых пучков к площади сечения стебля*

Образцы	Площадь сечения, мм <sup>2</sup>	Общее число пучков	Соотношение числа пучков к площади сечения
Дельфи	7,018	40	5,7
Dwarf III F <sub>1</sub> Дельфи × Бенгалензе	5,800	46	7,9
Бенгалензе	8,038	43	5,3
Эмби	7,760	42	5,4
Dwarf II F <sub>1</sub> Эмби×Дельфи	3,690	33	8,9
Дельфи	7,018	40	5,7

Узкое кольцо механической ткани пронизано большим числом нормально развитых, равномерно расположенных сосудистых пучков. Ситовидные

трубки в них сравнительно толстостенные. Паренхимная ткань по ширине превосходит таковую у родителей, она крупноклеточная, развита хорошо.

Следует отметить, что в паренхимной зоне количество сосудистых пучков у гибрида Dwarf III и родительских форм одинаково – 28, но по толщине механической ткани оно различно и сравнительно больше, чем у родителей. У гибрида Dwarf III на сравнительно меньшей поверхности расположено несколько больше сосудистых пучков (табл. 3).

Вместе с этим меняется соотношение механической, паренхимной и поллой части сердцевины к диаметру стебля (табл. 4).

Таблица 4

Соотношение тканей стебля к диаметру и высоте растений

Образец	Высота растений, см	Диаметр стебля, мк	Соотношение			
			высоты к диаметру	мех. ткани к диаметру	паренхимной ткани к диаметру	поллой части к диаметру
Дельфи	125,1	2990	418,4	0,040	0,15	0,63
Dwarf III F <sub>1</sub> Дельфи × Бенгалензе	112,2	2720	412,5	0,034	0,17	0,59
Бенгалензе	131,4	3200	410,0	0,030	0,13	0,68
Эмби	103,1	3145	327,0	0,030	0,14	0,66
Dwarf II F Эмби × Дельфи	27,5	2169	126,8	0,044	0,22	0,47
Дельфи	125,1	2990	418,4	0,040	0,15	0,63

Таким образом, гибрид Dwarf III отличается от своих родителей как рядом морфологических показателей (высота растений, продуктивная кустистость, длина колоса, число колосков и др.), так и внутренним строением стебля.

В случае гибрида типа Dwarf II (Эмби × Дельфи) депрессия по морфологическим показателям выражена сильнее (рост стебля, выход зерна с колоса и др.), за исключением продуктивной кустистости. В этом случае образуется множество полустерильных колосьев.

Анатомический анализ стебля гибрида Dwarf II показал, что он отличается от родительских форм как по количественным показателям элементов, так и форме и расположению клеток. Уменьшаются число и размер пучков, в частности в паренхимной зоне. В толще механических и паренхимных слоев сосудистые пучки расположены неравномерно. В некоторых случаях они сливаются, а иногда тормозятся закладкой и окончательное формирование пучков. В подобных пучках ксилемные и флоэмные элементы выражены нечетко. Стебель гибрида Dwarf II отличается также характером строения паренхимной ткани. Она образуется из беспорядочно расположенных клеток различной величины и формы.

По развитию механической ткани гибрид превосходит материнскую форму, уступая отцовской. Однако толщина оболочек клеток механической ткани меньше по сравнению со всеми остальными образцами (см. табл. 2). Выяснилось, что меняется соотношение толщины паренхимной и механической

кой тканей, а также сердцевины и диаметра стебля, как и в случае Dwarf III (см. табл. 4).

Несмотря на то что общее количество сосудистых пучков на сечении меньше, чем у родителей, в процентном соотношении оно больше родительских форм (см. табл. 3).

Примечательно, что уменьшение диаметра стебля гибрида (Dwarf II) происходит за счет уменьшения полой части, при этом функционирующая поверхность не уменьшается, а значительно увеличивается за счет паренхимы.

Обобщая все данные как морфологических, так и анатомических исследований, можно предположить, что вследствие комплементации доминантных Д генов у гибридных форм Dwarf III и Dwarf II выявляются значительные морфолого-анатомические отклонения. При этом гибридные растения Dwarf II становятся, с одной стороны, более низкими с короткими междоузлиями, узкими стеблями, со слабыми и полупустыми колосьями, с другой – меняется соотношение толщины функционирующих слоев стебля (паренхимной и механической тканей) как в отношении к диаметру стебля, так и сердцевине, изменяются число и размеры сосудистых пучков, а также толщина оболочек клеток механической ткани.

В результате подобные отклонения морфо-анатомического характера, обеспечивая функциональную деятельность растений в целом, способствуют повышению устойчивости гибридных карликов к полеганию.

**Выводы.** 1. В результате комплементации доминантных генов гибридной карликовости возникает депрессивность как по морфологическим, так и по анатомическим показателям стебля.

2. Гибридный карлик типа Dwarf III варьирует в сторону уменьшения диаметра стебля и толщины механической ткани. Превосходит родителей он по ширине паренхимной ткани и количеству сосудистых пучков, а по радиальному размеру пучка и толщине оболочек клеток механической ткани занимает промежуточное положение между родителями. Слабое развитие механического кольца частично компенсируется большим числом расположенных в нем сосудистых пучков, что в свою очередь обеспечивает устойчивость стебля к полеганию.

3. Гибрид типа Dwarf II оказался более депрессированным, что выражается в резком подавлении роста растений, уменьшении числа сосудистых пучков и их размеров. Большая выполненность стебля достигается за счет хорошо развитой паренхимной ткани.

По ширине механической ткани данный гибрид занимает промежуточное положение между родителями, а толщина оболочек клеток минимальная (2, 2 мкм) по сравнению со всеми остальными вариантами.

4. У гибридов Dwarf III и Dwarf II паренхимная ткань развита хорошо.

Число сосудистых пучков, расположенных в паренхиме, у всех вариантов константно, за исключением гибрида типа Dwarf II. В зоне механической ткани их число более изменчиво. По радиальному размеру сосудистых пучков гибриды мало различаются между собой (207, 9 мкм – Dwarf III, 205,2 мкм – Dwarf II), а по сравнению с родительскими формами существенное уменьшение отмечается только у гибридного карлика типа Dwarf II.

5. У гибридов, особенно у Dwarf II, более выполненный стебель, чем у родителей, что выражается в сравнительно широком слое паренхимы. У Dwarf III различия в этих показателях менее заметны.

6. Выяснилось, что неполагаемость гибридных растений определяется не только количественным выражением соотношения высоты растения к диаметру, но и рядом показателей анатомо-морфологического характера строения стебля.

АСХА, ЕГУ

Поступила 15.06.2000

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Бабаджанян Г.А. Опыт классификации генотипов сортов пшеницы по генам гибридной карликовости. – Тр.: Арм. НИИЗ, сер. Пшеница, 1974, №1, с. 30–44.
2. Hegmsen Y.G. Th. Hybrid dwarfness in wheat. – Euphytica, 1967, v.16, №1.
3. Казарян М.Х. Вопросы генетики гибридной карликовости (dwarfness) у пшеницы. – Автореф. дис. на соискание уч. ст. канд. биол. наук, Ер., 1976.
4. Декапрелевич Л.Л. К методике оценки сортов пшениц на полегаемость и характеристика по этому признаку некоторых местных сортов Восточной Грузии и селекционных сортов. Устойчивость растений против полегания. Минск, 1965.
5. Дорофеев В.Ф. Анатомическое строение стебля некоторых видов пшеницы и его связь с полеганием. – Ботанический журнал, 1962, т. 47, №3.
6. Дорофеев В.Ф., Градчанинова О.Д. Анатомическое изучение стебля и листа пшеницы. – Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, Л., 1971, т. 44, в. 1.
7. N'atrova Z. Kapacita vodivych cest v posledniom internodiu stebľa u odrud pšenice ozime s ruznou produktivitou klasu. – Rostl. Vyroba, 1987, v. 33., №10, p. 1085–1091.
8. Zalewski D., Zonc W., Dolinski R. Analiza dialleliczna cech morfologicznych zdzbxa l wybranych elementow plonowania zwiazanych z odpornoscia na wyleganie pszenicy ozimej. – Biul. Inst. hod i aklimi rosl, 1997, №204, с. 57–65.
9. Пыльнев В.В. Изменение анатомического строения озимой пшеницы в результате селекции в Центральном районе Нечерноземной зоны России. Изв. ТСХА, 1996, №2, с. 87–96.
10. Струцевская Е.С. Механические показатели прочности стебля пшеницы. Сб.: Тр. аспирантов и молодых научных сотрудников ВИР, 1966, № 11.
11. Ильинская-Центилович М.А. Устойчивость к полеганию как проблема селекции озимой пшеницы. Автореф. дис. на соискание уч. ст. доктора биол. наук, Харьков, 1964.
12. Носатовский А.И. Биология. Пшеница. М.: Изд-во Колос, 1965.
13. Москалева Г.И. Морфолого-анатомические особенности строения стебля и устойчивость к полеганию мягкой яровой пшеницы. – Науч.-техн. бюлл. ВИР, Л., 1987, т. 57, вып. 2, с. 64–68.
14. Лазаревич С.В. Дивергенция проводящей системы стебля пшеницы. – Тез. докл. регион. науч.-практич. конференции. Витебск, 1996, с. 41–42.
15. Прозина М.Н. Ботаническая микротехника. М.: Изд-во Высшая школа, 1960.
16. Доспехов В. А. Методика полевого опыта. М.: Изд-во Колос, 1979.

Բ.Ռ. ՍԱԴՈՅԱՆ, Վ.Գ. ԱԶԱՐՅԱՆ

ՅՈՐԴԵՆԻ ԳԱՃԱՆԸ ՀԻՐԻԴԻՆԵՐԻ ՅՈՂՈՒՆԻ  
ՄՈՐՖՈԼՈԳԱ-ԱՆԱՏՈՄԻԱԿԱՆ ԿԱՌՈՒՅՎԱԾՔԻ ՀԱՄԵՍԱՏԱԿԱՆ  
ՈՒՍՈՒՄՆԱՍԻՐՈՒԹՅՈՒՆԸ

#### Ա մ փ ո փ ո մ

Հիրրիդային զանաճության դոմինանտ գեների կոմպլեմենտացիան առաջացնում է ճնշվածություն ինչպես մորֆոլոգիական հատկանիշներում, այնպես էլ ցողունի անատոմիական կառուցվածքում:

Dwarf II տիպի հիրրիդը խիստ ճնշված է, որն արտահայտվում է բույսի աճի կտրուկ դանդաղումով, ինչպես նաև անոթային խրճերի քանակի և չափերի նվազումով: Պարզվել է, որ Dwarf II տիպի հիրրիդի ցողունի տրամագծի փոփոխությունը տե-

դի է ունենում նրա սնամեջ հատվածի հաշվին: Այս դեպքում գործող մակերեսը չի փոքրանում:

Dwarf III տիպի հիբրիդում դիտվում է ցողունի տրամագծի նվազում: Մեխանիկական օղակի թույլ զարգացումը մասնակիորեն փոխհատուցվում է նրանում անոթային խրճերի քանակի ավելացմամբ:

Երկու հիբրիդներն էլ ունեն լավ զարգացած պարենքիմային հյուսվածք:

R.R. SADOYAN, K.G. AZARIAN

## COMPARATIVE MORPHOLOGICAL-ANATOMICAL STUDY OF THE STRUCTURES OF A STALK OF HYBRID DWARFNESS OF WHEAT

### Summary

As a result of complementation of dominant genes of hybrid dwarfness the depression of morphological, as well as anatomical parameters of a stalk arises.

The type of hybrid Dwarf II is more depressed which is expressed in sharp suppression of the growth of plants, reduction of the number and size of fibro-vascular bundles. It was found out that the reduction of the diameter of a stalk of a hybrid Dwarf II occurs at the expence of reduction of a hollow part, in this case the functioning surface does not decrease.

The type of the hybrid dwarfness as Dwarf III varies to the part of reduction of a diameter of a stalk. The weak development of a mechanical ring is partially compensated by a large number of fibro-vascular bundles located in it. The parenchyma in both hybrids is well developed.