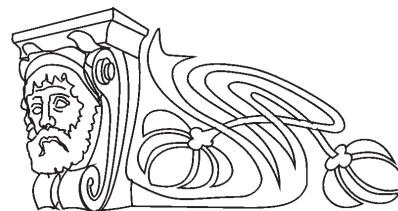




УДК 633.11:581.48:575.1

ВЛИЯНИЕ *Lr*-ГЕНОВ НА ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ЗЕРНОВКИ ПШЕНИЦЫ

Т. М. Прохорова, С. А. Степанов



Прохорова Татьяна Михайловна, кандидат биологических наук, старший преподаватель кафедры морфологии, патологии животных и биологии, Саратовский государственный аграрный университет имени Н. И. Вавилова, ProkhorovaTM@yandex.ru

Степанов Сергей Александрович, доктор биологических наук, заведующий кафедрой микробиологии и физиологии растений, Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского, hanin-hariton@yandex.ru

Для защиты мягкой пшеницы от ржавчинных болезней широко привлекаются интрогрессивные гены устойчивости, локализованные в чужеродных транслокациях. В литературе отсутствуют сведения о влиянии *Lr*-генов на отдельные структуры зародыша зерновки. Для решения этой проблемы были изучены линии Добрыня, устойчивые к листовой ржавчине. В работе представлены результаты исследования анатомо-морфологического строения зерновки мягкой пшеницы с *Lr*-генами устойчивости к листовой ржавчине. Установлены различия между линиями с транслокациями по основным зародышевым структурам зерновки: щитку, колеоптилю и зародышевым листьям. Линейные параметры изученных структур зародыша варьировали в пределах следующих значений: длина щитка – 2255–2555, ширина – 2220–2398 мкм; длина колеоптиля – 1532–1667, ширина – 1385–1470 мкм; длина первого зародышевого листа – 955–1052 мкм, длина второго листа – 394–440 мкм; длина третьего листа – 181–208 мкм.

Ключевые слова: мягкая пшеница, интрогрессивные линии, зерновка, щиток, колеоптиль, зародышевые листья.

DOI: 10.18500/1816-9775-2018-18-2-185-188

Среднее Поволжье – зона рискованного земледелия, где засушливые годы чередуются с острозасушливыми и умеренно влажными. Помимо засухи сильное влияние на снижение продуктивности культуры оказывают фитопатогенные организмы, среди которых особенно вредоносны возбудители ржавчины. По данным многих авторов [1–3], потери урожая зерна от бурой ржавчины в Поволжье могут достигать 30%, а у восприимчивых сортов в эпифитотийные годы – 40–62%.

Наиболее экологически безопасный способ защиты сортов пшеницы от поражения бурой ржавчиной – введение в них соответствующих генов устойчивости – *Lr*-генов.

Одним из важных критериев, который следует учитывать в работе над устойчивостью к болезни, является то, что создаваемые линии не должны уступать лучшим районированным сортам ни по продуктивности, ни по качеству

зерна, так как переносимые гены устойчивости могут снижать ряд хозяйственно-полезных признаков. В настоящее время вопрос о влиянии *Lr*-генов на качество зерна остается предметом дискуссий. Мнения различных авторов относительно влияния *Lr*-транслокаций на урожайность и качество зерна противоречивы. В последнее время появились работы, изучающие влияние чужеродных транслокаций на различные качественные характеристики зерновки пшеницы. В работах А. И. Лайковой с соавторами при изучении продуктивности и качества зерна у иммунных линий было установлено, что интрогрессированный генетический материал не оказывает отрицательного влияния на данные признаки; они достоверно не отличались от сорта-реципиента, а некоторые даже превосходили его по отдельным показателям, в частности по содержанию клейковины и белка [4]. В исследованиях В. А. Крупнова и др. было выявлено, что транслокация *Lr19* от *Agropyron elongatum* Host. не оказывает отрицательного влияния на содержание клейковины и ее качество в зерновке мягкой пшеницы [5].

Некоторые исследователи сообщают о негативном влиянии чужеродных генов устойчивости на признаки, связанные с урожайностью и качеством зерна у линий мягкой пшеницы [6]. Негативный эффект фрагмента генома *Aegilops umbellulata*, содержащего ген *Lr9*, был установлен для изогенных линий озимой пшеницы, при тестировании которых обнаружено снижение урожайности, уменьшение числа и массы зерна в колосе на 3–14% по сравнению с родительским сортом [7].

В настоящее время актуальным остается вопрос о поиске новых методов, позволяющих на ранних этапах выявить потенциальные возможности растения и вывести в короткие сроки новые продуктивные сорта. В литературе отмечена тесная связь анатомо-морфологических признаков и качества зерна пшеницы [8,9], в связи с этим представляет интерес изучение особенностей анатомо-морфологического строения основных структур зерновки. Выявление корреляции урожайности, технологических свойств зерна и анатомо-морфологических признаков зерновки



поможет на ранних этапах селекционных работ выявлять формы с высокими урожайными и хлебопекарными свойствами зерна.

В доступной литературе не выявлено данных о степени влияния *Lr*-генов на анатомо-морфологическое строение зерновки пшеницы. В связи с этим целью нашего исследования было определить на примере линий Добрыня, содержащих гены устойчивости к ржавчине (*Lr9*, *Lr19*, *Lr24*, *Lr25*), имеются ли достоверные различия между линиями по анатомо-морфологическим показателям зерновки, в частности длине и ширине щитка и колеоптиля, а также длине и ширине зародышевых листьев эмбрионального побега.

Материалы и методы исследования

Материалом для исследования служили сорт-реципиент Добрыня *Lr19* и линии Добрыня, содержащие гены устойчивости к бурой ржавчине *Lr9*, *Lr24*, *Lr25*, транслокации от чужеродных видов – *Aegilops umbellulata* (*Lr9*), *Agropyron elongatum* (*Lr24*), *Secale cereale* (*Lr25*). Данные линии были созданы С. Н. Сибикеевым с коллегами (НИИСХ Юго-Восток г. Саратов) и любезно предоставлены нам для работы.

Исследования проводились в период с 2009 по 2012 г. Растения выращивали на делянках шириной 50 см по 15–20 зерен в ряду с расстоянием между рядами 25 см. Обработка полей полностью соответствовала агротехническим требованиям, предъявляемым в зоне для возделывания яровой пшеницы. Использовались неповрежденные, выровненные по размеру семена, взятые из средней части колоса главного побега. Для определения линейных размеров основных

структур зародыша зерновки – щитка, колеоптиля и зародышевых листьев эмбрионального побега, из зерновок предварительно удаляли воздух с помощью вакуумного насоса и замачивали в чашках Петри с 10 мл дистиллированной воды, через 14–15 часов семена препарировали и изучали при помощи МБС-10 ($n = 10$). Статистическую обработку результатов исследований проводили с использованием программы Excel Windows 2000.

Результаты и их обсуждение

Щиток выполняет роль органа, всасывающего питательные вещества из эндосперма и направляющего их в зоны роста зачатков основных вегетативных органов будущего растения – вначале в зародыш, а затем к проростку. В период гетеротрофного питания клетки щитка обеспечивают гидролиз клеток эндосперма и активное поглощение органических кислот, углеводов, аминокислот, низкомолекулярных пептидов. Таким образом, щитку отводится роль связующего моста между зародышем и эндоспермом, по которому в зародыш поступают питательные вещества [10, 11]. Исходя из вышеизложенного можно предположить, что большая величина щитка у отдельных линий пшеницы, возможно, будет способствовать лучшему снабжению побеговой и корневой частей проростка ассимилятами. Анализ данных измерений линейных размеров щитка линий Добрыня показал, что длина щитка варьировала от 2255 до 2555 мкм, ширина – от 2220 до 2398 мкм, причем максимальные значения как по длине, так и по ширине щитка были отмечены для линии Добрыня *Lr24* (табл. 1).

Таблица 1

Размеры щитка и колеоптиля у линий Добрыня, мкм

Линия Добрыня	Щиток		Колеоптиль	
	длина	ширина	длина	ширина
<i>Lr19</i>	2436±89	2275±79	1532±59	1385±65
<i>Lr19+Lr 9</i>	2255±78	2220±77	1542±67	1425±78
<i>Lr19+ Lr 24</i>	2555±101	2398±96	1667±63	1470±69
<i>Lr19+ Lr 25</i>	2430±96	2260±91	1552±72	1385±72
НСР _{0,95}	99	97	83	82

По длине щитка достоверные различия были обнаружены между линиями Добрыня *Lr19+Lr9* и линиями Добрыня *Lr19*, Добрыня *Lr19+Lr25*, Добрыня *Lr19+Lr 24*, а также между линиями Добрыня *Lr19*, Добрыня *Lr19+Lr25* и линией Добрыня *Lr19+Lr 24*. По ширине щитка досто-

верно различались между собой линии Добрыня *Lr19*, Добрыня *Lr19+Lr9*, Добрыня *Lr19+Lr25* и линия Добрыня *Lr19+Lr 24*. При этом было обнаружено, что наибольшие величины как длины, так и ширины щитка были установлены для линии Добрыня *Lr19+Lr 24*.



Главная почка зародыша состоит из верхней части зародышевого стебелька с конусом нарастания и зачатков нескольких листьев, одетых двукилевым влагалищным листом или колеоптилем. Колеоптиль образует своеобразную уплощенную камеру, прикрывающую листья вместе с конусом нарастания побега, и главная функция которого – функция защитного чехла, прикрывающего почку зародыша зерновки. Защищая почку зародыша от повреждений в период прорастания, колеоптиль должен быть морфологически приспособлен к выполнению этих функций. Колеоптиль имеет форму клина с овальным основанием. Такая форма наиболее полно способствует назначению колеоптиля, а именно преодолению сопротивления почвы в период всхода проростка.

При изучении линейных размеров колеоптиля было установлено, что длина колеоптиля варьировала от 1532 до 1667 мкм, ширина – от 1385 до 1470 мкм, причем максимальные значения были также отмечены у линии Добрыня *Lr19+Lr24*. И по длине, и по ширине колеоптиля достоверно различались между собой линии Добрыня *Lr19*, Добрыня *Lr19+Lr9*, Добрыня *Lr19+Lr25* и линия Добрыня *Lr19+ Lr 24*.

Закладка и формирование репродуктивных органов обусловлены функциональной деятельностью листьев. В ряде исследований было отмечено, что размеры зародышевых листьев тесно коррелируют с размерами листьев взрослого растения. Более старые по возрасту листья нижних

ярусов раньше достигают физиологической зрелости и способствуют более быстрому прохождению первых фаз развития растений. Наблюдения за растениями с удаленными листьями показали, что колосья растений, на которых были оставлены 1-, 2- и 3-й листья, по росту и состоянию развития практически не отличаются от контроля [12]. Как отмечено ранее, между длиной примордия листа и степенью дифференциации тканей, представленных в нем, прежде всего проводящих тканей, наблюдается положительная зависимость [13]. Учитывая данную особенность, следует ожидать, что линии пшеницы, отличающиеся высокими показателями длины зародышевых листьев, будут характеризоваться и более высокими показателями длины листьев взрослого растения, что при прочих равных условиях может способствовать большей величине урожайности. Таким образом, можно предположить, что различие в размерах зародышевых листьев связано с развитием колоса и, следовательно, с урожайностью сорта.

Изучение линейных размеров листовых примордиев зародыша зерновки показало, что длина первого зародышевого листа варьировала от 955 до 1052 мкм, достоверные различия были выявлены между линией Добрыня *Lr19+Lr9* и линиями Добрыня *Lr19*, Добрыня *Lr19+ Lr 24*, Добрыня *Lr19+ Lr25*. По ширине достоверные различия были обнаружены между линиями Добрыня *Lr19*, Добрыня *Lr19 Lr25* и линиями Добрыня *Lr19+Lr9*, Добрыня *Lr19+ Lr 24* (табл. 2).

Таблица 2

Размеры зародышевых листьев у линий Добрыня, мкм

Линия Добрыня	Лист					
	1-й		2-й		3-й	
	длина	ширина	длина	ширина	длина	ширина
<i>Lr19</i>	990±34	681±26	394±14	413±10	189±8	226±9
<i>Lr19+Lr 9</i>	955±36	722±23	415±12	424±13	194±9	220±10
<i>Lr19+ Lr 24</i>	1052±32	744±28	440±11	450±10	208±7	235±9
<i>Lr19+ Lr 25</i>	1017±37	712±31	409±11	428±14	181±8	214±8
HCP _{0,95}	33	31	21	21	19	20

Длина второго зародышевого листа варьировала от 394 до 440 мкм, ширина от 413 до 450 мкм. По длине второго листового примордия достоверно различались между собой линии Добрыня *Lr19*, Добрыня *Lr19+Lr9*, Добрыня *Lr19+Lr25* и Добрыня *Lr19+Lr 24*. По ширине линии достоверно различались между собой ли-

нии Добрыня *Lr19*, Добрыня *Lr19+Lr9*, Добрыня *Lr19+Lr25* и Добрыня *Lr19+Lr 24* (см. табл. 2).

При анализе линейных размеров третьего листового примордия было установлено, что длина варьировала от 181 до 208 мкм, ширина – от 214 до 235 мкм. Достоверные различия и по длине, и по ширине третьего зародышевого ли-



ста были обнаружены между линиями Добрыня *Lr19*, Добрыня *Lr19+Lr9*, Добрыня *Lr19+Lr25* и Добрыня *Lr19+Lr24* (см. табл. 2).

В результате проведенных измерений зародышевых структур зерновки были выявлены достоверные различия между исследуемыми линиями по следующим показателям: по длине и ширине щитка, по длине и ширине coleoptilia, по длине и ширине первого, второго и третьего зародышевых листьев. При анализе полученных результатов было обнаружено, что линия Добрыня *Lr19+Lr24* всегда отличалась максимальными показателями измерений всех исследуемых структур зародыша зерновки.

Таким образом, в результате проведенных исследований можно предположить, что *Lr*-гены обеспечивают не только устойчивость растений к бурой листовой ржавчине, но и, возможно, оказывают влияние на анатомо-морфологическое строение зерновки.

Список литературы

1. Лебедев В. Б. Ржавчина пшеницы в Нижнем Поволжье. Саратов : Изд-во Саратов. гос. аграр. ун-та, 1998. 295 с.
2. Веденева М. Л., Маркелова Т. С., Кириллова Т. В., Анисеева Н. В. Стратегия селекции болезнестойчивых сортов пшеницы в Поволжье // Агро XXI. 2002. № 2. С. 12–13.
3. Сибикеев С. Н., Дружин А.Е. Пребридинговые исследования почти изогенных линий яровой мягкой пшеницы с комбинацией транслокаций от *Agropyron elongatum* и *Aegilops ventricosa* Tausch // Генетика и селекция растений. 2015. Т.19, № 3. С. 310–315.
4. Лайкова Л. И., Арбузова В. С., Ефремова Т. Т., Попова О. М., Ермакова М. Ф. Оценка продуктивности и качества зерна у иммунных линий мягкой пшеницы сорта Саратовская 29 // Сельскохозяйственная биология. 2007. №5. С. 75–85.
5. Крупнов В. А., Васильчук Н. С. Проблемы селекции и семеноводства полевых культур // Агро XXI. 2000. № 5. С. 18–19.
6. Singh R. P., Huerta-Espino J. Effect of leaf rust resistance gene *Lr34* on grain yield and agronomic traits spring wheat // Crop. Sci. 1997. Vol. 37. P. 390–395.
7. Ortelli S., Winzeler H., Fried P. M., Nosberger J., Winzeler M. Leaf rust resistance gene *Lr9* and winter wheat

yild reduction. I. Yield and yield components // Crop. Sci. 1996. Vol. 36. P. 1590–1595.

8. Строна И. Г. Проблемы семеноведения и семеноводства на современном этапе // Селекция и семеноводство. 1984. № 56. С. 85–88.
9. Степанов С. А. Морфогенез пшеницы : анатомические и физиологические аспекты. Саратов : Слово, 2001. 213 с.
10. Данович К. Н., Соболев Л. И., Жданова Л. П. Физиология семян. М. : Наука, 1982. С. 43–126.
11. Добрынин Г. М. Рост и формирование хлебных злаков. Л. : Колос, 1969. 275 с.
12. Заблуда Г. В. Влияние условий роста и развития на морфогенез и продуктивность хлебных злаков // Агробиология. 1948. № 1. С. 78–91.
13. Степанов С. А., Ивлева М. В., Касаткин М. Ю. Физиологическое значение листьев главной почки зародыша зерновки пшеницы // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2012. Т. 12, вып.2. С. 57–60.

Influence of *Lr*-genes on Characteristics of Wheat Grain Structure

T. M. Prokhorova, S. A. Stepanov

Tatiana M. Prokhorova, ORCID 0000-0003-4530-4617, Saratov State Agrarian University, 1, Teatralnaya Sqr., Saratov, 410012, Russia, ProkhorovaTM@yandex.ru

Sergey A. Stepanov, ORCID 0000-0001-6399-7678, Saratov State University, 83, Astrakhanskaya Str., Saratov, 410012, Russia, hanin-hariton@yandex.ru

To protect bread wheat from rust diseases, introgressive resistance genes located in alien translocations are commonly used. In the literature there are no data on the effect of *Lr*-genes on the structures of the embryo grain. For the solution of these problems, developed lines Dobrynya, resistant to leaf rust. In work results of research of the anatomic-morphological structure of the grains wheat *Lr*-genes of resistance to leaf rust. The differences between the lines with the translocations on the main embryonic structures grain: the shield, the coleoptiles and the embryonic leaves. The linear parameters of the studied embryo structures varied within the following values: length of the shield – 2255–2555, width – 2220–2398 microns; length of the coleoptile – 1532–1667, width – 1385–1470 microns; length of the first embryo leaf – 955–1052 microns, length of the second leaf – 394–440 microns; length of the third leaf – 181–208 microns.

Key words: common wheat, introgression lines, grain, shield, coleoptile, embryonic leaf.

Образец для цитирования:

Проخورова Т. М., Степанов С. А. Влияние *Lr*-генов на особенности строения зерновки пшеницы // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2018. Т. 18, вып. 2. С. 185–188. DOI: 10.18500/1816-9775-2018-18-2-185-188.

Cite this article as:

Prokhorova T. M., Stepanov S. A. Influence of *Lr*-genes on Characteristics of Wheat Grain Structure. *Izv. Saratov Univ. (N.S.), Ser. Chemistry. Biology. Ecology*, 2018, vol. 18, iss. 2, pp. 185–188 (in Russian). DOI: 10.18500/1816-9775-2018-18-2-185-188.