

УДК 633.11: 630\*165

## ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ И МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПШЕНИЦ РЯДА ТИМОФЕЕВА

<sup>1</sup>Романов Б.В., <sup>1</sup>Авдеенко А.П., <sup>2</sup>Азаров А.С.

<sup>1</sup>Донской государственной аграрной университет, п. Персиановский, e-mail: triticumrbw@mail.ru;

<sup>2</sup>Инновационно-технологический центр «Лаборатория культуры тканей», Ботанический сад, ГОУ ВПО «Южный Федеральный университет», Ростов-на-Дону, г. Ростов-на-Дону, e-mail: garden@sfedu.ru

Учитывая, что пшеницы ряда *T. timopheevii* – относительно молодая ветвь пшеницы, представители которой не претерпели существенных эволюционных преобразований, проведено филогенетическое исследование изменения их количественных и морфогенетических признаков по мере усложнения геномного состава. Установлено, что продукционные и другие количественные показатели увеличиваются в основном от диплоидных видов к тетраплоиду, тогда как от тетраплоида в гекса- и октаплоиду повышение практически не отмечается. Изменения носили закономерный дозированный и ступенчатый характер благодаря наличию или отсутствию вкладов диплоидных геномов в соответствующий признак полиплоидной пшеницы. Размеры пыльцевых зерен и замыкающих клеток устьиц флагового листа увеличивались до гексаплоидного уровня и резко снижались у октаплоида. По количеству замыкающих клеток на единицу площади отмечалась противоположная картина. Масса 1000 зерен от диплоида *T. monococcum* к тетраплоиду *T. timopheevii* увеличивается, а от тетраплоида к гексаплоиду *T. zhukovskiyi* отмечено её снижение.

**Ключевые слова:** филогенез, пшеницы ряда Тимофеева, количественные признаки, морфогенетические показатели

## PHYLOGENETIC RESEARCH OF QUANTITATIVE AND MORPHOGENETIC SIGNS OF TIMOPHEEV'S SERIES WHEAT

<sup>1</sup>Romanov B.V., <sup>1</sup>Avdeenko A.P., <sup>2</sup>Azarov A.S.

<sup>1</sup>The Don state agrarian university, Persianovsky, the Rostov area, e-mail: triticumrbw@mail.ru;

<sup>2</sup>Innovative and technological center «Laboratory of culture of fabrics», Botanical garden, Southern Federal university, Rostov-on-Don, e-mail: garden@sfedu.ru

Given that a number of wheat *T. timopheevii* relatively young branch of wheat, whose representatives have not undergone significant evolutionary changes, Phylogenetic study of changes in their quantitative and morphogenetic signs in process of complication of the genomic structure were held. Found that the productional and other quantitative figures increased mostly from diploid to tetraploid type samples, whereas between tetraploid to hexa- and octaploid increasing practically not noticed. Changes were logical dosed and stepwise characteristics due to the presence or absence of a contribution of diploid genomes in the corresponding sign of polyploid wheat. Size of pollen grains and the guard cells of stomata flag leaf increased to hexaploid level and abruptly reduces at octaploid. By the number of guard cells per unit area the opposite pattern was noted. The mass of 1000 grains from *T. monococcum* diploid to tetraploid *T. timopheevii* increases, and from tetraploid to hexaploid *T. zhukovskiyi* is noted decrease in this indicator.

**Keywords:** phylogenies, wheat of series Timofeeva, quantitative signs, morphogenetic indicators

Большинство пшениц ряда Тимофеева выделяются комплексной устойчивостью к грибковым заболеваниям. Процессомашинивания у них сходен с секцией *Dicocoides* от дикорастущей полбы *T. araraticum* к культурной полбе *T. timopheevii*. Филогенетический ход развития этой секции увенчался появлением голозерного аналога *T. timopheevii* → *T. militinae*. Полигенная система легкого обмолота у тетраплоидов – носителей генома  $A^bG$  – не сформировалась, что и ограничило их селекционную проработку [4].

В то же время пшеницы данного полиплоидного ряда представляются хорошим объектом для филогенетических исследований, потому что это относительно молодая филогенетическая ветвь и в отличие от представителей секции *Triticum*  $A^4BD$  не претерпели существенных эволюционных преобразований. Некоторые виды имеют ру-

котворное происхождение, и понятие вида и видообразца у них полностью совпадает. Последнее позволяет использовать их и как видообразец, и как вид в целом. Результаты таких исследований будут полезны при попытках создания нового комбинированного генома культурных растений [6].

**Цель** настоящей работы – исследование продукционных и других количественных и морфогенетических признаков пшениц ряда Тимофеева по мере усложнения их геномного состава в филогенезе.

### Материалы и методы исследования

В качестве объектов исследования использовали видообразцы пшениц полиплоидного ряда Тимофеева по мере усложнения их геномного состава: *T. boeoticum* Boiss.  $A^bA^b(2n = 14)$ , *T. monococcum* L.  $A^bA^b(2n = 14)$ , *T. sinskajae* A. Filat. et Kurk.  $A^bA^b(2n = 14)$ , *T. timopheevii* Zhuk.  $A^bA^bGG(2n = 28)$ , *T. zhukovskiyi* Men. et Er.  $A^bA^bA^bA^bGG(2n = 42)$ , *T. timonovum*  $A^bA^bA^bA^bGGGG(2n = 56)$ . Площадь фла-

гового листа определяли в фазу цветения как произведение длины пластинки на её ширину и поправочный коэффициент 0,67 [2]. Массу зерна с колоса и другие продукционные показатели определяли при проведении структурного анализа в фазу технической спелости зерна, используя 25–30 растений. Размеры пыльцевых зерен и замыкающих клеток устьиц на флаговых листьях определяли после съёмки их на микроскопе МБИ-15-2 с помощью программного обеспечения Altami Studio.

### Результаты исследования и их обсуждение

Структурный анализ, изучаемых видов-образцов пшеницы показал, что, начиная от тетраплоида *T. timopheevii* к октаплоид-

ду *T. timonovum*, продукционные характеристики колоса не только не увеличиваются, а наоборот, наблюдается тенденция или даже прямое их снижение (табл. 1). Так, по числу колосков в колосе различия между тетраплоидом *T. timopheevii* и гексаплоидом *T. zhukovskiyi* практически нет: 11,2 и 11,7 в 2003 г; 15,0 и 15,6 в 2004 г. соответственно. К октаплоиду *T. timonovum* отмечается снижение данного показателя, при этом в 2004 году оно достоверно. Что интересно, уменьшение числа колосков в колосе начинается уже с диплоидного *T. monococcum*, что видно по данным 2004 года.

Таблица 1

Продукционные характеристики колосьев пшениц ряда Тимофеева

Вид	2003 г.			2004 г.		
	количество		масса зерна с колоса, г	количество		масса зерна с колоса, г
	колосков в колосе, шт.	зерновок в колосе, шт.		колосков в колосе, шт.	зерновок в колосе, шт.	
<i>T. monococcum</i>	–	–	–	22,2	17,3	0,48
<i>T. timopheevii</i>	11,2	14,7	0,43	15,0	23,2	0,85
<i>T. zhukovskiyi</i>	11,7	8,6	0,30	15,6	13,4	0,36
<i>T. timonovum</i>	10,8	6,3	0,28	9,8	10,5	0,35
НСР <sub>05</sub>	2,5	4,7	0,20	2,8	4,4	0,29

Что касается числа зерновок в колосе, здесь следующая картина: от диплоида *T. monococcum* к тетраплоиду *T. timopheevii* количество зерновок увеличивается. Однако далее этот показатель к октаплоиду *T. timonovum* также падает. Следует отметить, что как в 2003, так и в 2004 году снижение данного показателя от тетраплоидного *T. timopheevii* к гексаплоиду *T. zhukovskiyi* достоверно, а вот от гексаплоида к октаплоиду несущественно. Тем не менее снижение продукционных показателей в цепочке тетраплоид → гексаплоид → октаплоид четко просматривается.

Очень важный показатель – масса зерна с колоса, характеризующая продуктивность растения в целом [1, 3, 5]. По этому показателю превосходство опять же за тетраплоидным *T. timopheevii*. Так, по данным 2004 года он почти в два раза превосходит (0,85) диплоидный *T. monococcum* (0,48), что, вероятно, вызвано соответствующим увеличением в 2 раза геномного состава. Однако далее к гексаплоиду происходит существенное падение и у октаплоида *T. timonovum* масса зерна с колоса остается на уровне такового у гексаплоида *T. zhukovskiyi*. Следовательно, дальнейшее увеличение геномного состава продуктивность не повысила, то есть вклад очеред-

ного двойного диплоидного генома в продукционных признаках гексаплоида, равно как и октаплоида, не проявился.

Таким образом, от диплоида к тетраплоиду в полиплоидном ряду пшениц ряда Тимофеева происходит существенный прирост продуктивности, а далее к гекса- и октаплоиду не только не повышается, а наоборот имеется тенденция к снижению. Очевидно в составе гекса- и октаплоида дополнительные диплоидные геномы не проявили себя в их продукционных признаках.

Поскольку существует обратно пропорциональная зависимость между продуктивностью и содержанием белка, мы проверили его концентрацию в зерне у этих видов-образцов. Кроме того, оценили данные по массе 1000 зерен, характеризующих выполненность семян и также связанных с продуктивностью и качеством зерна (табл. 2).

По результатам исследований видно, что масса 1000 зерен от диплоида *T. monococcum* к тетраплоиду *T. timopheevii* увеличивается, а от тетраплоида к гексаплоиду *T. zhukovskiyi* отмечено снижение данного показателя. В то же время у октаплоида *T. timonovum* масса 1000 зерен на уровне тетраплоида 33,2 и 35,2 г соответственно.

Что интересно, несмотря на увеличение крупности семян у тетраплоида

*T. timopheevii*, концентрация белка у него остаётся на уровне таковой у диплоидного *T. monococcum*. Поскольку у гекса- и октаплоида повышение продуктивности не наблюдается, а наоборот, есть тенденция к снижению, то и соответственно содержание белка у них значительно выше, чем у ди- и тетраплоида. Более того, вероятно за счёт более щуплых семян, процентное содержание белка у гексаплоида *T. zhukovskyi* (22,0) больше, чем у октаплоида

*T. timonovum* (20,2%). Таким образом, концентрация белка у исследуемых видов образцов показывает, что от тетраплоида к гекса- и октаплоиду роста продуктивности не происходит. В противном случае в данной филогенетической ветви пшеницы при увеличении продуктивности должно наблюдаться снижение белковости или хотя бы стабилизация на уровне показателя тетраплоидного организма, что имеет место при переходе от диплоида к тетраплоиду.

**Таблица 2**

Масса 1000 зерен и содержание белка у пшениц ряда Тимофеева (2004 г.)

Вид	2n	Геном	Масса 1000 зерен, г	Белок, %
<i>T. monococcum</i>	14	A <sup>b</sup> A <sup>b</sup>	25,2	16,9
<i>T. timopheevii</i>	28	A <sup>b</sup> A <sup>b</sup> GG	35,2	16,8
<i>T. zhukovskyi</i>	42	A <sup>b</sup> A <sup>b</sup> A <sup>b</sup> A <sup>b</sup> GG	29,6	22,0
<i>T. timonovum</i>	56	A <sup>b</sup> A <sup>b</sup> A <sup>b</sup> A <sup>b</sup> GGGG	33,2	20,2
НСР <sub>05</sub>			2,1	0,9

У этих же видов образцов, включая и дикую форму диплоидной пшеницы *T. boeoticum*, при определении площади флагового листа в 2006 году получены следующие результаты (табл. 3).

Так, размеры флагового листа от диплоидных видов образцов (различия между которыми весьма близки) к тетраплоиду *T. timopheevii* увеличиваются в 2 раза.

От тетраплоида к гексаплоиду также наблюдается мощное увеличение размеров флагового листа. Однако от гексаплоида *T. zhukovskyi* к октаплоиду *T. timonovum* размеры листа остаются неизменными – 14,7 и 14,5 соответственно. То есть вклад четвертого диплоидного генома по данному количественному показателю у октаплоида не реализуется.

**Таблица 3**

Площадь флагового листа у пшениц ряда Тимофеева, выращиваемых в различных условиях, см<sup>2</sup> (2006 г.)

Генотип	2n	Место выращивания			В среднем
		поле № 1 п. Рассвет	опытное поле Донского ГАУ	участок теплицы Донского ГАУ	
<i>T. boeoticum</i>	14	3,3	3,7	4,1	3,7
<i>T. monococcum</i>	14	3,5	4,7	4,0	4,1
<i>T. timopheevii</i>	28	6,8	8,0	10,5	8,4
<i>T. zhukovskyi</i>	42	16,2	9,6	18,4	14,7
<i>T. timonovum</i>	56	13,9	14,9	14,7	14,5
НСР <sub>05</sub>					4,1

Изучая биометрические показатели первичной корневой системы, мы также обратили внимание на то, что длина корней в ряду тетраплоид → гексаплоид → октаплоид увели-

чивается только от тетраплоида *T. timopheevii* к гексаплоиду *T. zhukovskyi*, тогда как от гексаплоида к октаплоиду *T. timonovum* увеличение недостоверно (табл. 4).

**Таблица 4**

Биометрические показатели зародышевых корней 11-дневных проростков

Вид	2n	Длина, см	Диаметр, мм
<i>T. timopheevii</i>	28	20,7	0,37
<i>T. zhukovskyi</i>	42	25,9	0,35
<i>T. timonovum</i>	56	26,8	0,51
НСР <sub>05</sub>		4,2	0,04

Однако здесь четко просматриваются некоторые компенсаторные изменения показателей первичной корневой системы. Так, от тетраплоида *T. timopheevii* к гексаплоиду *T. zhukovskiy* диаметр корней остается без изменений 0,37 и 0,35 соответственно. В то же время, как отмечено выше, от гексаплоида *T. zhukovskiy* к октаплоиду *T. timonovum* увеличение длины недостоверно, но одновременно у октаплоида существенно, примерно на 1/3, увеличивается диаметр зародышевых корней. То есть изменения носят определенный ступенчатый характер, вызванный различиями в количестве геномном составе этих пшениц.

Следовательно, изменения продукционных признаков, площади флагового листа и биометрических показателей первичной корневой системы у пшениц полиплоидного ряда Тимофеева носят закономерный системный характер, благодаря соответствующему дозированному увеличению геномного состава изучаемых видов пшениц.

Морфогенетические показатели представителей ряда Тимофеева в принципиальном плане согласуются с вышеприведенными результатами исследования продукционных признаков или сложных количественных признаков этих видообразцов пшениц (табл. 5).

Таблица 5

Морфогенетические показатели изучаемых видообразцов пшениц ряда Тимофеева

Показатели	Видообразцы			
	<i>T. monococcum</i>	<i>T. timopheevii</i>	<i>T. zhukovskiy</i>	<i>T. timonovum</i>
Уровень плоидности	2n = 14	2n = 28	2n = 42	2n = 56
Геномный состав	AA	AAGG	AAAAGG	AAAAGGGG
Диаметр пыльцы*, мкм	40,71	52,97	60,33	49,03
Длина замыкающих клеток устьиц**, мкм	32,2(33,5)	41,9	55,5	46,5
Количество клеток на мм <sup>2</sup>	110(95)	57	37	47

Примечание. \* – НСР<sub>05</sub> = 1,51; \*\* – НСР<sub>05</sub> = 1,7; \*\*\* – показания для *T. sinskajae* A. Filat. etKurk.

Как видно из данных табл. 5, от диплоида *T. monococcum* к тетра- и гексаплоиду происходит практически дозированное (в пределах +10) увеличение размеров пыльцевых зёрен, а от *T. zhukovskiy* к октаплоиду *T. timonovum* диаметр пыльцы уменьшается (–10) практически до размеров гексаплоида. То же самое, а именно увеличение размеров замыкающих клеток устьиц, наблюдается в цепочке диплоид → тетраплоид → гексаплоид, которое также носит более или менее выраженный дозированный характер. При этом размеры клеток диплоидных *T. monococcum* и *T. sinskajae* также достаточно близки между собой. Опять же у октаплоида идёт снижение данного показателя.

По количеству клеток на единицу площади отмечается прямо противоположная картина. Число их, начиная от диплоида к гексаплоиду, резко снижается и только опять у октаплоида количество их на 1 мм<sup>2</sup> увеличивается по сравнению с гексаплоидом *T. zhukovskiy*. Что характерно, по количеству замыкающих клеток на единицу площади диплоидные видообразцы близки между собой и почти в 2 раза превосходят по данному показателю тетраплоид. В этой связи хотелось бы подчеркнуть, что анало-

гичная, но обратная картина отмечается по массе зерна с колоса. Она у тетраплоида в два раза выше по сравнению с диплоидом.

### Заключение

Результаты филогенетических исследований формирования количественных и морфогенетических признаков пшениц полиплоидного ряда Тимофеева показали, что изменения изучаемых признаков в процессе усложнения геномного состава носят закономерный ступенчатый и в определенной степени дозированный характер благодаря контролю изучаемых признаков на уровне двойных диплоидных геномов, входящих в состав полиплоидных генотипов. Увеличение продуктивности у пшениц данного ряда происходит при переходе от диплоида к тетраплоиду, дальнейшее увеличение геномного состава к гекса- и октаплоиду существенно не изменяет её, что подтверждается более высоким содержанием белка у последних. Закономерные дозированные изменения количественных признаков связаны соответствующими изменениями морфогенетических показателей видообразцов данного полиплоидного ряда пшениц по мере усложнения их геномного состава.

**Список литературы**

1. Грабовец А.И. Озимая пшеница / А.И. Грабовец, М.А. Фоменко. – Ростов-на-Дону: ООО Изд-во «Юг», 2007. – 544 с.
2. Гродзинский А.М. Краткий справочник по физиологии растений. / А.М.Гродзинский, Д.М.Гродзинский. – 2-е изд., испр. и доп. – Киев: Наукова думка, 1973. – 590 с.
3. Козлечков Г.А. Способ отбора растений пшеницы с высокой продуктивностью / Г.А. Козлечков, А.В. Лабынцев, С.В. Пасько. – Патент 2443104 Россия, МПК А01Н1/04 ДонНИИСХ РАСХН № 2010136264/10.
4. Пшеницы мира. Л.: Агропромиздат, 1987. – 559 с.
5. Романов Б.В., Авдеенко А.П. Гомология у видов пшеницы в связи с феномогеномикой их количественных признаков // Современные проблемы науки и образования. – 2012. – № 1; URL: [www.science-education.ru/101-5586](http://www.science-education.ru/101-5586).
6. Шумный В.К. Проблемы генетики растений // Вестник ВОГиС. – 2004. – Т. 8. – № 2. – С. 32–39.

**References**

1. Grabovec A.I. Ozimaja pshenica / A.I. Grabovec, M.A. Fomenko. Rostov-na-Donu: ООО «Izdatel'stvo «Jug», 2007, 544 p.
2. Grodzinskij A.M. Kratkij spravochnik po fiziologii rastenij / A.M. Grodzinskij, D.M. Grodzinskij. izd. vtoroiespr. idop. Kiev: Naukovadumka, 1973, 590 p.

3. Kozlechkov G.A. Sposob otbora rastenij pshenicy s vysokoj produktivnost'ju / G.A. Kozlechkov, A.V. Labynceev, S.V. Pasko. Patent 2443104 Rossija, MPK A01N1/04 DonNII-SH RASHN № 2010136264/10.

4. Pshenicy mira. L.: Agropromizdat, 1987, 559 p.

5. Romanov B.V., Avdeenko A.P. Gomologija u vidovpshenicy v svjazi s fenomenomikoj ih kolichestvennyh priznakov // Sovremennye problemy nauki i obrazovanija. 2012. no. 1; URL: [www.science-education.ru/101-5586](http://www.science-education.ru/101-5586).

6. Shumnij V.K. Problemy genetiki rastenij / V.K. Shumnij // Vestnik VOGiS, 2004, T.8, no. 2, pp. 32–39.

**Рецензенты:**

Титаренко А.В., д.с.-х.н., с.н.с., заведующий отделом селекции и семеноводства зерновых и зернобобовых культур Донского НИИ сельского хозяйства РАСХН; Ростовская область, Аксайский район, п. Рассвет;

Усатов А.В., д.б.н., профессор, заведующий отделом изменчивости генома НИИ биологии Южного федерального университета, г. Ростов-на-Дону.

Работа поступила в редакцию 26.11.2012.