

УДК 633.12

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ ГРЕЧИХИ ПОСЕВНОЙ

Л.Р. Кадырова

ГНУ «Татарский научно-исследовательский институт сельского хозяйства» Россельхозакадемии, E-mail: nivakzn@i-set.ru

Центральной проблемой в селекции гречихи посевной является ее низкая и нестабильная урожайность, которая зачастую становится основным сдерживающим фактором, мешающим широкому распространению этой ценной во многих отношениях культуры. Вопреки значительным успехам селекции [24], генетический потенциал продуктивности создаваемых сортов реализуется на низком уровне. Поэтому различные аспекты репродуктивной биологии гречихи, проливающие свет на причины низкой реализации потенциальной семенной продуктивности, остаются по-прежнему актуальными, несмотря на достаточно хорошую изученность объекта. Подобные исследования позволяют также решать ряд прикладных задач: например, более четко классифицировать по особенностям цветорасположения разнообразнейший селекционный материал, использующийся в работе лаборатории селекции гречихи Татарского НИИСХ. Они способствуют совершенствованию методов отбора высокопродуктивных форм гречихи и выделению отличительных признаков перспективных сортов для успешного прохождения испытаний на новизну, отличимость, однородность и стабильность.

Согласно литературным данным репродуктивные органы растения гречихи располагаются в зоне плодообразования стебля [1,10]. Тип боковых соцветий гречихи представлен одинарными кистями, расположенными на длинных пазушных цветоносах, или кистями, собранными в щитки, реже в полузонтки. Соцветие гречихи состоит из элементарных соцветий (пучков) [3,9,10]. В соответствии с современными представлениями флоральная единица гречихи посевной представляет собой открытую фрондозную кисть из открытых брактеозных тирсов [11]. Эмбриология гречихи посевной достаточно подробно изучена на ряде сортов [5,7,13,14,15,17,18,22,23,25].

Свои исследования мы проводили в период с 2001 по 2010гг. Материал отбирали в питомнике конкурсного сортоиспытания (сплошной рядовой способ посева с нормой высева 2,0 млн. семян/га) на селекционном севообороте ТатНИИСХ (близ села Б.Кабаны Лаишевского района РТ). Исследовали сорта селекции ТатНИИСХ: Каракитянка, Саулык, Черемшанка, Батыр, Никольская, сортономер ТВС, ряд сортов инорайонной селекции. Для изучения особенностей строения репродуктивной сферы в фазе уборочной спелости отбирались растения с пробных площадок в трехкратной

повторности (суммарная площадь – 0,5 м²). В лаборатории производили подсчет раскрывшихся цветков и полноценных выполненных семян при помощи микроскопа МБС-1, оценивали количество и размеры соцветий. Изготовление постоянных препаратов эмбриологических структур проводили по принятой методике [16], препараты изучали с помощью микроскопа МБИ-3. Фертильность пыльцы гречихи определяли йодным методом. Анализ осуществляли в полевых условиях при помощи микроскопа МБД-2,5. Оценку семенной продуктивности проводили, опираясь на методики, предложенные И.В. Вайнагий [2] и Р.Е. Левиной [12]. Обработка полученных данных проводилась методами вариационно-статистического, корреляционного и регрессионного анализа [4] с использованием пакета программ статистического анализа AGROS [26].

Морфоструктурный анализ показал, что флоральная единица гречихи эквивалентна зоне плодообразования главной оси растения. В зоне ветвления главной оси в пазухах листьев располагаются паракладии (побеги первого порядка), которые по своему строению повторяют главную ось, т.е. также содержат флоральные единицы. Побеги первого порядка в свою очередь в зоне ветвления могут нести побеги второго порядка и т.д. Степень разветвленности побега сильно модифицируется средой обитания (площадью питания растений, метеорологическими условиями вегетации и т.д.).

Тирс у гречихи – неограниченный, упрощенный, колосовидный, слабо разветвленный, спиральный, прямой или изогнутый. В пазухах бракет на оси тирса располагаются монохазии. В акропетальной части главной оси побега и паракладиев междоузлия сильно укорочены, как результат тирсы на верхушках сближены. С точки зрения физиономического подхода к классификации соцветий такое скопление тирсов идентифицируется как щиток.

В селекционный процесс в Татарском НИИСХ активно вовлекаются фасцированные растения гречихи [8]. Фасциации накладывают отпечаток и на строение соцветий: они проявляются в виде срастания бракет или цветоножек с осью тирса, в существенном укорочении междоузлий тирса. Были зафиксированы единичные случаи мутовчатого расположения бракет, в пазухах которых располагались монохазии.

У сорта Никольская на главной оси побега и паракладиях (ветвях) наблюдали примерно равное количество тирсов, в среднем 8,8. В целом на растении число тирсов изменялось в широких пределах от 4 до 90 штук. Мощность тирсов (их длина и количество отчленимых парциальных соцветий) уменьшается в акропетальном направлении. Длина тирса колебалась от 0,2 до 2,6 см. Количество парциальных соцветий в тирсе составило от 1 до 16. В каждой монохазии наблюдали от 1 до 7 цветков, в среднем 3-4. Мощность тирсов на главной оси побега оказалась большей, чем на паракладиях (табл. 1).

Количество цветков в тирсе и длина тирса оказались признаками тесно взаимосвязанными. Коэффициент корреляции между признаками составил +0,80 (достоверен на 1%-ном уровне значимости). На основании анализа строения более 400 тирсов было рассчитано уравнение линейной регрессии:

$$y = 23,38 x - 3,94,$$

где y – количество цветков в тирсе, x – длина тирса.

Полученное уравнение позволяет, измерив длину всех тирсов на растении и просуммировав результат измерений, вычислить с достаточно высокой точностью количество цветков на растении.

Таблица 1. Признаки, характеризующие тирсы на главной оси побега и паракладях.

	$x \pm s_x$ признака			
	Длина тирса, см	Число монохазиев в тирсе	Число цветков в тирсе	Число выполненных семян в тирсе
Главная ось побега	1,06±0,02	7,07±0,17	20,66±0,68	1,18±0,12
Паракладии	0,92±0,03	6,07±0,22	16,27±0,81	0,74±0,11

В 2008-2009 гг. изучали семенную продуктивность сортов гречихи, различающихся по продолжительности вегетационного периода [6]. Была выявлена высокая индивидуальная изменчивость потенциальной семенной продуктивности: у сорта Никольская в 2008 г. число цветков на растении колебалось от 163 до 5541 штук. Коэффициент вариации по данному признаку составил у разных сортов от 63,6 до 102,8%. Признак число цветков на растении сильно подвержен средовому влиянию. В 2008 году у сорта Никольская насчитывалось в среднем 968,6 цветков на растении, в 2009 году – лишь 386,8 цветков. Сорта также различаются по потенциальной семенной продуктивности. Максимальные средние значения признака отмечались у сорта Черемшанка.

Цветок гречихи псевдопентамерный, пятициклический, асимметричный. Обычно он образован 5 листочками околоцветника (двумя наружными, двумя внутренними и одним промежуточным), 8 тычинками, расположенными в 2 круга (5+3) и завязью, образованной в результате слияния трех плодолистиков. В зависимости от положения промежуточного листочка околоцветника различают лево- и правосторонние цветки [7]. Наши исследования показали значительное число отклонений от типичного цветка гречихи. Число листочков околоцветника отдельного цветка изменялось от 4 до 8, тычинок – от 3 до 13, плодолистиков, составляющих завязь, – от 0 до 10. При этом наиболее часто количественные изменения встречаются в андроеце, реже – в околоцветнике и довольно редко – в гинецеце.

У изученных нами сортов ход эмбриологических процессов в целом соответствует описаниям в литературе. Пыльник четырехгнездный, его стенка развивается по типу однодольных. Цитокинез при микроспорогене-

зе симультанный, зрелое пыльцевое зерно трехклеточное. Завязь одногнездная, содержит единственную ортотропную, битегмальную, крассинуцеллятную семязпочку. Тип мегаспорогенеза моноспорический, зародышевый мешок развивается по Polygonum-типу.

Кроме нормального хода эмбриологических процессов нами было обнаружено значительное количество нарушений в ходе микроспоро- и микрогаметогенеза: случаи приостановки нормального развития спорогенной ткани, цитомиксис, случаи нарушения функции тапетума. Кроме того, у сорта Саулык и сортономера ТВС наблюдали нарушения в ходе мейоза, как следствие были обнаружены неполные тетрады микроспор и микроядра, хроматиновые мосты, тетрады с неравными микроспорами, октады микроспор. В результате нарушений в мейозе образуются пыльцевые зерна разных размеров с разным, неравным гаплоидному, набором хромосом в ядрах – такая пыльца частично или полностью стерильна. Наряду с нормальной мелкая и гигантская пыльца была обнаружена и у сорта Караки-тянка.

По литературным данным [20] у диплоидной гречихи процент abortивной пыльцы очень редко превышает 1%. В наших исследованиях у сорта Каракитянка она составила $84,76 \pm 1,93$ %, у сортономера ТВС – $79,55 \pm 2,05$ %. Зная, что число микроспороцитов в гнезде пыльника составляет от 8 до 16, мы рассчитали, что в одном цветке образуется от 1024 до 2048 пыльцевых зерен. Эти расчетные данные согласуются с литературными [19,21]. Учитывая высокую пыльцевую продуктивность цветка гречихи, мы полагаем, что наблюдаемое снижение фертильности пыльцы не оказывает существенного влияния на эффективность опыления.

В женской репродуктивной сфере гречихи также обнаружены нарушения хода эмбриологических процессов: разрушающиеся клетки нуцеллярной ткани в профазе I мегаспорогенеза, случай приостановки развития на этапе формирования женского гаметофита.

Установлена остановка развития на различных стадиях формирования зародыша и эндосперма, в том числе разрушение уже крупных зародышей с вполне развитыми семядолями. Во всех случаях первопричиной становилось прекращение развития эндосперма, влекущее за собой гибель и разрушение зародыша.

Кроме того, обнаружены случаи дегенерации всех цветков в соцветии. При этом наиболее сильному разрушению подвергались первые цветки в парциальных соцветиях.

В результате всех перечисленных нарушений коэффициент продуктивности колебался от 4,4 до 8,2 % (табл. 2), т.е. только 4,4-8,2 % распустившихся цветков реализовались в полноценные выполненные семена.

Коэффициент продуктивности также демонстрировал высокую внутрисортную изменчивость. У сорта Никольская максимум по данному признаку составил 21,1%. Наличие изменчивости по коэффициенту продук-

тивности говорит о возможности отбора в популяциях более озерненных форм.

Таблица 2. Коэффициент продуктивности у сортов гречихи, 2008-2009 гг.

Сорт	Год исследования	$x \pm s_x$ признака		
		Число цветков на растении	Число выполненных плодов	Коэффициент продуктивности
Черемшанка	2008	1142,1±187,6	83,4±21,9	7,3
Батыр	2008	992,9±161,0	54,7±7,0	5,5
Никольская	2008	968,6±161,0	79,5±12,5	8,2
	2009	386,8±87,9	17,1±8,7	4,4

Мы обнаружили, что вне зависимости от принадлежности сорта к тому или иному морфотипу коэффициент продуктивности у них достоверно коррелирует с озерненностью соцветий, а также с хозяйственным коэффициентом. Таким образом, по данным признакам можно судить о величине коэффициента продуктивности, а, кроме того, об экономичности архитектуры растений того или иного морфотипа.

Закономерности цветорасположения гречихи могут быть описаны с применением единой схемы строения цветоносного побега. Фасциации накладывают отпечаток на строение репродуктивных органов растения. Описаны особенности строения тирса у гречихи на главной оси растения и паракладях.

Показана высокая индивидуальная и межсортовая изменчивость потенциальной семенной продуктивности и коэффициента продуктивности, а также их зависимость от условий возделывания.

Выявлен низкий коэффициент продуктивности у гречихи, выращиваемой в условиях республики Татарстан.

Продуктивность растения гречихи тесно связана с морфогенезом репродуктивных органов на всех этапах развития. Значительная часть образующихся пыльцевых зерен и зародышевых мешков на разных стадиях развития, а также целых цветков по тем или иным причинам элиминируются еще до распускания цветка. Но и после успешных опыления и оплодотворения значительная часть образовавшихся завязей на разных стадиях приостанавливает свое развитие. В случае дегенерации цветков продуктивность целых соцветий сводится к минимуму.

Причина нарушений в ходе эмбриологических процессов, видимо, кроется в высокой чувствительности этих процессов к условиям окружающей среды. Высокая температура воздуха и дефицит влаги в воздухе и почве в период прохождения соответствующих стадий развития способны привести к значительным их нарушениям.

Предложены косвенные методы оценки потенциальной семенной продуктивности (по уравнению линейной регрессии между длиной тирса и числом цветков в тирсе) и коэффициента продуктивности (по величине

озерненности соцветий и хозяйственному коэффициенту), позволяющие значительно сократить временные и человеческие затраты на определение данных параметров прямыми методами. Предложенные методы могут быть использованы для отбора высокопродуктивных форм.

1. Бочкарева, Л.П. Анализ структуры растения гречихи (Методические рекомендации) / Л.П.Бочкарева – Черновцы, 1994. - 45 с.
2. Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений / И.В. Вайнагий // Бот. журн. - 1974. - Т. 59. - № 6. - С. 826-831.
3. Горина Е.Д. Фертильность соцветий гречихи и селекционное значение этого явления / Е.Д. Горина // Генетика, селекция, семеноводство и возделывание гречихи. Научные труды ВАСХНИЛ. – М.: Колос, 1976. – С. 68-78.
4. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта / Б.А. Доспехов – М.: Колос, 1985. - 336 с.
5. Жебрак Э.А. Эмбриогенез у диплоидной и тетраплоидной гречихи Э.А. Жебрак // ДАН СССР. - 1960. - Т. 135. - № 2. - С.475-477.
6. Кадырова Л.Р. Формирование морфологического потенциала растений у скороспелых генотипов гречихи / Л.Р. Кадырова, Ф.З. Кадырова // Повышение устойчивости производства сельскохозяйственных культур в современных условиях: Сборник научных материалов. – Орел: ПФ «Картуш», 2008. - С. 212-220.
7. Кадырова Л.Р. К морфологии репродуктивных органов *Fagopyrum esculentum* Moench / Л.Р. Кадырова, А.П. Ситников // Сборник научных трудов «Научное обеспечение производства зернобобовых и крупяных культур» (40 лет ВНИИЗБК). – Орел, 2004. – 464-472.
8. Кадырова Ф.З. О роли фасциаций в селекции гречихи на примере сорта Казанка / Ф.З. Кадырова, Н.Н. Петелина // Селекция и семеноводство. - № 3. - 1997. - С. 7-8.
9. Кобозева Е.А. К вопросу о развитии и роли различных цветков гречихи в формировании урожая / Е.А. Кобозева // Ученые записки Башк. Университета. – 1964. –Вып. 19. - № 2. – С. 93-98.
10. Кротов А.С. Гречиха – *Fagopyrum* Mill. / А.С. Кротов // Культурная флора СССР. – Т. 3. Крупяные культуры (гречиха, просо, рис). – Л.: Колос, 1975. – С. 7-118.
11. Кузнецова Т.В. Соцветия. Морфологическая классификация /Т.В. Кузнецова, Н.И. Пряхина, Г.П. Яковлев – СПб.: С-ПбХФИ, 1992. – 126 с.
12. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений (Обзор проблемы) /Р.Е. Левина – М.: «Наука», 1981. – 96 с.
13. Марьяхина И.Я. Цитоэмбриологическая характеристика этапов органогенеза гречихи в связи с гетеростилией / И.Я. Марьяхина. Т.П. Микулович, С.В. Балева // Морфогенез растений. – М.: Изд-во МГУ, 1961. – Т.1. – С. 301-304.

14. Модилевский Я.С. Эмбриология *Fagopyrum esculentum* Moench / Я.С. Модилевский // Укр. Бот. журнал. - 1947. - Т. 4. - № 1-2. - С. 3-13.
15. Низовцева Р.В. Микроспорогенез и гречиши при недостатке воды в почве / Р.В. Низовцева // 22 Герценовские чтения. Естествознание (мат. Межвузовской конференции). – Л., 1970. – С. 32-35.
16. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений / З.П. Паушева – М.: Агропромиздат, 1988 а. - 271 с.
17. Паушева З.П. Цитологические и эмбриологические особенности гречиши / З.П. Паушева // Генетика цветка и проблема совместимости у гречиши. – М.: Наука. – 1988 б. - С. 53-66.
18. Поддубная-Арнольди В.А. Сравнительно-эмбриологическое исследование диплоидных и тетраплоидных форм гречиши / В.А. Поддубная-Арнольди // Бот. журнал. - 1948. - Т. 33. - № 2. - С. 181-194.
19. Фесенко И.Н. Изменение показателя «число пыльцевых зерен на цветок» при переходе к самоопылению у гречиши / И.Н. Фесенко // Тез. докл. 2-го съезда ВОГиС. – СПб., 2000. - Т. 1. - С.162-163.
20. Фролова С.Л. Микроспорогенез у аутотетраплоидной гречиши (*Fagopyrum esculentum* Mnch.) и ее плодовитость / С.Л. Фролова, В.В. Сахаров, В.В. Мансурова // Бюлл. МОИП. Отделение биология. - 1946. - Т. 51. - Вып. 4-5. - С. 114-125.
21. Doida, Y. Heterostyly and pollen grain number in buckwheat / Y. Doida // Ann. Rep. Nat. Inst. Genet. – 1958. - № 9. – P. 57-58.
22. Mahony K.L. Morphological and cytological studies on *Fagopyrum esculentum* / K.L. Mahony // Amer. J. Bot. - 1935. - Vol. 22. - № 4. - P. 460-475.
23. Mahony K.L. Morphological and cytological studies on *Fagopyrum esculentum* II. Embryogeny. / K.L. Mahony // Amer. J. Bot. - 1936. - Vol. 23. - № 2. - P. 129-133.
24. Romanenko G.A. 30 years of International Buckwheat Research Association (IBRA) – marks and tendencies / G.A. Romanenko // «Advances in buckwheat research» Proceedings of the 11th International Symposium on Buckwheat. July 19-23, 2010, Orel, Russia, – Orel, 2010. – P. 13-15.
25. Stevens N.E. Observations on heterostylous plants / N.E. Stevens // Bot. Gaz. - 1912. - Vol. 53. - № 4. - P. 277-308.
26. Пакет программ статистического и биометрико-генетического анализа в растениеводстве и селекции AGROS. Версия – 2.08. Тверь, 1999.