

Полиморфизм цветков диплоидной и тетраплоидной гречихи *Fagopyrum esculentum* Moench

Л.Р. Кадырова¹

¹Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, Россия, e-mail: luizakadirova@mail.ru

Flowers polymorphism of diploid and tetraploid buckwheat *Fagopyrum esculentum* Moench
L.R. Kadyrova

Considerable polymorphism of *Fagopyrum esculentum* Moench flower structure is discovered. Variants of flower structure are shown. Most widespread flower formulae are revealed. Quantitative changes can be noted in androecium most frequently. Position on plant, weather and conditions of vegetation in different years affect on flower structure of buckwheat. Connection between flower structure of buckwheat and its seed productivity is shown.

В семействе *Polygonaceae* исследователи не раз отмечали высокий полиморфизм в строении цветка (Ситников, 1991). Ранее нами была выявлена высокая изменчивость в строении цветка у гречихи посевной *Fagopyrum esculentum* Moench, принадлежащей к данному семейству (Кадырова, Ситников, 2004). Настоящее исследование мы посвятили изучению следующих вопросов: как полиморфизм цветков сочетается с растянутым периодом цветения гречихи, и как он сказывается на семенной продуктивности растений.

Цветок *F. esculentum* полный, обоеполюй, 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 (рис. 1,6, 1,7). Особенности строения цветка и его положения в соцветии позволяют идентифицировать каждый его элемент (Ситников, 1991).

Материал для исследований собирали летом в 2012-2013 гг. на селекционном севообороте Татарского НИИСХ (близ села Большие Кабаны Лаишевского района республики Татарстан). Объектом исследований послужили диплоидный сорт гречихи Чатыр Тау и тетраплоидный сорт Медовая селекции ТатНИИСХ. Цветки собирали на делянках конкурсного сортоиспытания гречихи. Площадь делянок – 20 м². Чтобы захватить цветки, различающиеся по времени заложения и расцветания, пробы отбирали с семидневным перерывом. Сорт Чатыр Тау характеризуется достаточно дружным цветением. У тетраплоидного сорта цветение значительно более растянуто, обычно оно длится вплоть до первых заморозков. В 2012 г. с 24 июня по 29 июля было отобрано 6 проб у сорта Чатыр Тау. В 2013 г. с 1 июля по 11 августа отобрано 7 проб у Чатыр Тау и с 1 июля по 1 сентября – 10 проб у сорта Медовая. Первую пробу отбирали в начале цветения, последнюю – в фазе массового побурения плодов. В каждой пробе случайным образом собирали по 100 цветков, в трехкратной повторности. Таким образом, объем выборки у сорта Чатыр Тау составил 3900 цветков (1800 цветков – в 2012 г., 2100 – в 2013 г.), у Медовой – 3000 цветков. Цветки фиксировали в 70%-ном этиловом спирте, после просматривали в лабораторных условиях. Записывали формулы, зарисовывали диаграммы цветков. Метеорологические данные были предоставлены метеостанцией ТатНИИСХ, расположенной в селе Большие Кабаны.

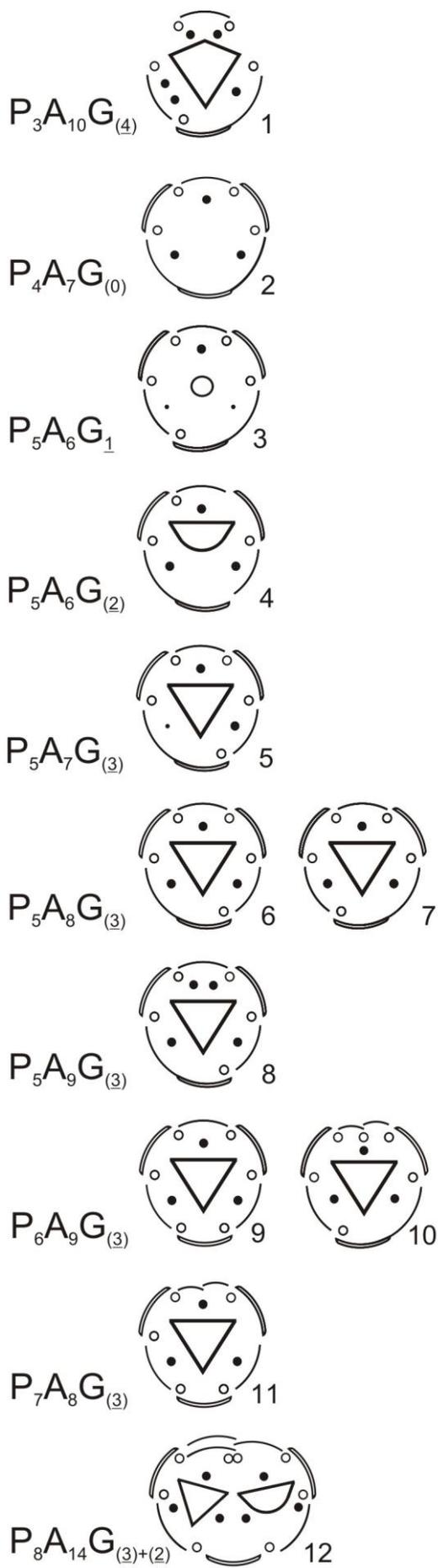


Рис. 1. Варианты строения цветка *F. esculentum*.

Анализ отобранных проб показал, что у гречихи посевной наблюдается достаточно высокий полиморфизм цветка как у диплоидного, так и тетраплоидного сорта. Число листочков околоцветника отдельного цветка могло составлять от 3 до 8, тычинок – от 0 до 12, плодолистиков, составляющих завязь, – от 0 до 5 (табл. 1). В 2012 г. размах изменчивости по количеству листочков околоцветника и тычинок в цветке был выше.

Таблица 1.

Минимальные и максимальные значения количества частей цветка у сортов гречихи.

Сорт / год	Минимальные и максимальные значения признака		
	Количество листочков околоцветника	Количество тычинок	Количество плодолистиков завязи
Чатыр Тау / 2012	3...8	2...12	0...5
Чатыр Тау / 2013	4...7	0...10	0...4
Медовая / 2013	4...7	2...11	0...5

Уменьшение числа листочков околоцветника встречается довольно редко, происходит оно в результате слияния промежуточного и внутреннего листочка околоцветника (рис. 1,2), либо при выпадении листочков околоцветника (рис. 1,1).

Уменьшение числа тычинок происходит чаще за счет редукции или полного выпадения тычинок. Редуцированная тычинка имеет в разной степени укороченную тычиночную нить и недоразвитый пыльник. Ввиду невыполнения редуцированной тычинкой ее функций при подсчете числа тычинок в цветке редукцию тычинки было принято приравнивать ее выпадению. На диаграммах редуцированные тычинки обозначены кружками меньшего, чем у нормальных тычинок, диаметра. Редукция и выпадение тычинок обнаруживаются как в наружном или внутреннем круге, так и в наружном и внутреннем кругах одновременно (рис. 1,3, 1,4, 1,5).

Обнаружены случаи срастания тычинок тычиночными нитями от частичного до полного (рис. 1,12). Чаще всего происходит срастание тычинок внутреннего круга, реже наружного круга или разных кругов.

Уменьшение числа плодолистиков в гинецее встречается редко. При этом образуются: цветки с двугранной завязью (рис. 1,4), цветки с редуцированным пестиком (рис. 1,3) или тычиночные цветки (рис. 1,2).

Увеличение числа листочков околоцветника отдельного цветка до 6 чаще всего происходит при появлении дополнительного листочка околоцветника в результате разделения промежуточного листочка и образования за счет этого трехчленного двухкругового околоцветника (рис. 1,9). Реже это происходит в результате разделения внутреннего листочка околоцветника (рис. 1,10). При одновременном разделении промежуточного и внутреннего листочков околоцветника обнаружен семичленный околоцветник (рис. 1,11). Также были обнаружены цветки, у которых листочки околоцветника были в разной степени надрезаны.

Увеличение числа тычинок может происходить: во-первых, за счет появления дополнительной тычинки во внешнем круге параллельно с появлением дополнительного листочка околоцветника (рис. 1,9, 1,10); во-вторых, за счет появления новой тычинки во внутреннем круге, чаще напротив самой широкой грани завязи (рис. 1,8); в-третьих, при появлении новой тычинки во внутреннем круге параллельно с возникновением дополнительной грани завязи (рис. 1,1).

Количественные увеличения в гинецее происходят в результате появления дополнительных плодолистиков, составляющих завязь (рис. 1,1).

У Чатыр Тау зафиксировано несколько случаев срастания цветков (рис. 1,12). У таких цветков обобществляется цветоложе, околоцветник и наружный круг тычинок, пестики и тычинки внутреннего круга расположены более или менее обособленно. В околоцветнике «двойных» цветков выделение наружного и внутреннего кругов околоцветни-

ка часто затруднительно, т.к. расположение листочков нарушено. В нем встречается много листочков, занимающих промежуточное положение, наблюдается частичное или полное наложение листочков, имеют место выпадения листочков околоцветника, о чем может свидетельствовать наличие двух тычинок наружного круга в месте предполагаемого выпадения. Наблюдаются сростания тычинок. В «двойных» цветках часто можно наблюдать пестики с нетипичным числом граней. «Двойные» цветки демонстрируют различную степень сростания.

Всего у Чатыр Тау в 2012 году было выявлено 42 варианта по числу частей цветка (формулы цветка). В 2013 г. у Чатыр Тау и Медовой обнаружили по 36 вариантов по числу частей цветка, причем 18 вариантов встречались у обоих изученных сортов. Выделены наиболее часто встречающиеся формулы цветка (табл. 2). Как видно из таблицы, частота типичного варианта строения цветка колебалась у сортов от 88 до 90 %.

Таблица 2.

Частота наиболее распространенных вариантов по числу частей цветка, %.

Формула цветка	Чатыр Тау / 2012	Чатыр Тау / 2013	Медовая / 2013
$P_5A_6G_{(3)}$	1,2	1,0	1,2
$P_5A_7G_{(3)}$	3,6	3,1	3,3
$P_5A_8G_{(3)}$	87,5	90,1	88,9
$P_5A_9G_{(3)}$	0,9	0,9	1,9
$P_6A_8G_{(3)}$	0,9	0,9	0,8
$P_6A_9G_{(3)}$	0,9	1,1	0,8

Одному варианту по числу частей цветка могло соответствовать от одного до нескольких вариантов взаимного расположения частей цветка (диаграмм цветка). Например, у сорта Медовая формуле $P_5A_6G_{(0)}$ соответствовало 3 диаграммы цветка, различающиеся положением редуцированных тычинок.

Интересно, что среди аномальных цветков преобладали короткостолбчатые цветки. Соотношение короткостолбчатых цветков и длинностолбчатых среди аномальных составило у Чатыр Тау в 2012 г. – 64 и 36 %, в 2013 г. – 60 и 40 %, у Медовой – 63 и 37%.

Наиболее частые отклонения от типичного цветка гречихи были обусловлены количественными изменениями в андроце (табл. 3): 58 % у Чатыр Тау и 68 % – у Медовой в 2013 г. Изменения, затрагивающие околоцветник, встречались с частотой 7-10%, гинецей цветка – 4-9 %. На втором месте по частоте встречаемости – изменения, затрагивающие околоцветник и андроцей цветка одновременно. Наиболее редкими являются аномальные цветки с изменениями одновременно в количестве листочков околоцветника и плодолистиков завязи: всего 0-1 %. В целом, можно сказать, частоты тех или иных отклонений в строении цветка повторяются у изученных сортов в разные годы. Эти данные подтверждают выдвинутую для семейства *Polygonaceae* модель биполярной разметки цветков (Чуб, Юрцева, 2007). Тот факт, что среди аномальных цветков гречихи с наибольшей частотой встречаются цветки с изменениями, затрагивающими количество тычинок, говорит о том, что эти органы в цветке размечаются последними.

Таблица 3.

Частота отклонений в строении цветка, затрагивающих те или иные его части, %.

Сорт / год	P*	A*	G*	PA	AG	PG	PAG
Чатыр Тау / 2012	8	58	9	11	7	0	7
Чатыр Тау / 2013	10	58	4	17	6	1	4
Медовая / 2013	7	68	5	10	9	0	1

* P – околоцветник, A – андроцей, G – гинецей.

Наибольшее разнообразие в строении цветка у обоих изученных сортов наблюдалось в пробах, взятых в начале цветения. Это подтверждается как частотой встречаемости аномальных цветков (табл. 4), так и числом вариантов по количеству частей цветка в разных пробах. Таким образом, количество типичных цветков в начале цветения минимально, в последующих пробах оно постепенно увеличивается и снова несколько снижается в конце вегетации. Эта закономерность хорошо прослеживается у диплоидного сорта и не столь очевидна у сорта Медовая. Вероятно, это связано с более растянутым периодом формирования репродуктивных органов у тетраплоидного сорта и, как следствие, с их большей восприимчивостью к воздействию внешних факторов.

Таблица 4.

Частота встречаемости аномальных цветков у сортов гречихи, %

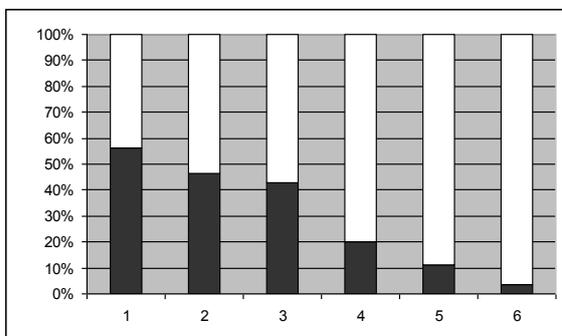
Сорт / год	№ пробы									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Чатыр Тау / 2012	27	10	7	7	6	18				
Чатыр Тау / 2013	24	7	8	7	2	10	11			
Медовая / 2013	22	15	8	16	11	15	6	7	8	10

Интересно, что в начале цветения гречихи среди аномальных цветков преобладают цветки с увеличенным количеством органов (рис. 2). В 2012 г. у Чатыр Тау в дальнейшем наблюдали постепенное уменьшение доли таких вариантов. Полученные данные вполне согласуются с литературными (Кобозева, 1964). В начале цветения раскрываются цветки, образовавшиеся из большого участка образовательной ткани, – в них могут закладываться дополнительные органы. В фазе побурения плодов расцветают цветки, образовавшиеся из минимального участка меристемы. Неудивительно, что у них наблюдается недоразвитие и отсутствие органов: тычинок и завязей. Цветки с редуцированными в разной степени пестиками и тычинками на концах соцветий у гречихи отмечались и ранее (Кобозева, 1964; Дьякова, 1988).

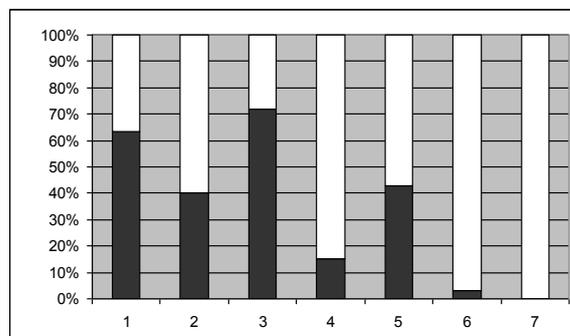
Рисунок 2 позволяет продемонстрировать, как погодные условия могут сказываться на строении цветка. Первая половина вегетации гречихи в 2013 году проходила на фоне засухи. Всходы на опытном участке появились 8 июня. В межфазный период «всходы – массовое цветение» выпало всего 14 мм осадков, что составило 22,5% от нормы. Температурный фон был повышенным: среднесуточная температура воздуха на 3,7° превышала среднесреднегодную. Растения пребывали в угнетенном состоянии. Поэтому после прошедших 8-10 июля долгожданных дождей (36 мм осадков, что соответствует 1,5 декадной нормы) в растениях активно возобновились формообразовательные процессы. Это отразилось на соотношении аномальных цветков с увеличенным и уменьшенным количеством органов как у диплоидного, так и у тетраплоидного сорта гречихи. В пробе, взятой 15 июля (3-я проба), среди аномальных цветков вновь преобладали цветки с увеличенным количеством органов. В более благоприятном для вегетации гречихи 2012 году, когда основные метеопараметры были распределены относительно равномерно, таких резких скачков не наблюдалось. Таким образом, на строение цветка гречихи обыкновенной оказывают влияние его положение на растении (время расцветания), погодные условия конкретного года и условия вегетации разных лет.

Гречиха – важная крупяная культура. Возникает вопрос: как сказывается полиморфизм цветков на ее продуктивности? Существенную часть аномальных цветков (58-68 %) составляют варианты с отклонениями в количестве тычинок. 67-74 % от этого числа представлены вариантами с уменьшенным количеством тычинок. По данным И.Н. Фесенко (2000) пыльцевая продуктивность короткостолбчатого цветка составляет в среднем 1096, длинностолбчатого – 1784 пыльцевых зерна. Эти данные вполне согласуются с нашими предыдущими исследованиями (Kadirova, Sytnukov, 2010). В гнезде пыльника гречихи мы наблюдали обычно 8-10, максимум 16 материнских клеток микроспор.

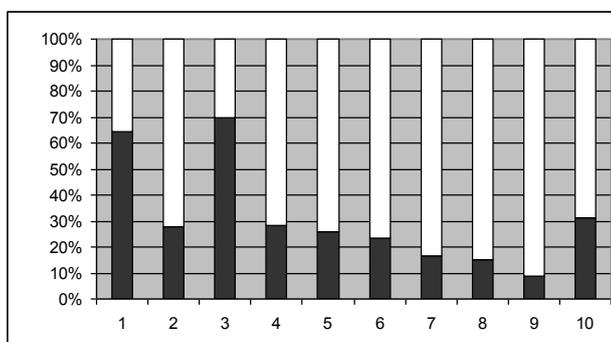
Зная это, рассчитали, что в цветке гречихи на одну семяпочку образуется 1280-1920 пыльцевых зерен. Фертильность пыльцы внешне нормальных пыльников составила в 2012 г. в среднем 80 %. Несмотря на это, пыльца образуется в достаточном количестве. И даже отклонения в числе тычинок цветка компенсируются высокой пыльцевой продуктивностью. В свое время были проведены опыты (Фесенко, Наумова, 1976), которые показали, что пыльцевой режим в популяциях гречихи биологически полноценен и не является фактором, лимитирующим урожай.



а) Чатыр Тау (2012 г.)



б) Чатыр Тау (2013 г.)



в) Медовая (2013 г.)

Рис. 2. Доля цветков с увеличенным количеством органов (выделены на диаграмме серым цветом) и с уменьшенным количеством органов (выделены белым цветом) в общей сумме аномальных цветков.

Количество плодолистиков, образующих завязь, изменялось в цветке от 0 до 5. Наблюдения показали, что многогранные, также как двугранные, плоды часто вполне жизнеспособны, они прорастают в полевых условиях. Таким образом, с точки зрения формирования семенной продуктивности заведомо бесплодными можно считать только тычиночные цветки (без пестика) и цветки с редуцированным пестиком (очень мелким, округлым в очертании, с недифференцированными рыльцами). Частота таких вариантов у диплоидного Чатыр Тау в 2012 и 2013 гг. составила 0,6-0,9%, у тетраплоидного сорта Медовая в 2013 году – 1,5%.

Таким образом, высокий полиморфизм цветка наблюдали у диплоидного и тетраплоидного сортов гречихи посевной. Количество листочков околоцветника отдельного цветка колебалось от 3 до 8, тычинок – от 0 до 12, плодолистиков, составляющих завязь, – от 0 до 5. Частота типичного варианта строения цветка составила у изученных сортов 88-90%. Кроме типичного варианта строения цветка часто встречались варианты $P_5A_6G_{(3)}$, $P_5A_7G_{(3)}$, $P_5A_9G_{(3)}$, $P_6A_8G_{(3)}$ и $P_6A_9G_{(3)}$. Среди аномальных цветков преобладали короткостолбчатые цветки. Чаще всего изменения в количестве органов цветка затрагивали андроцей. На строение цветка гречихи оказывали влияние его положение на растении, погодные условия и условия вегетации разных лет. Наибольшее разнообразие в строении цветка у изученных сортов наблюдали в начале цветения, в этой фазе разви-

тия растений среди аномальных цветков преобладали цветки с увеличенным количеством органов. Несмотря на многочисленные случаи отклонений в количестве тычинок цветка, пылевой режим не лимитирует семенную продуктивность гречихи. Частота вариантов с количественными изменениями в гинееце, приводящими к стерильности цветков, составила 0,6-0,9% у диплоидного и 1,5% у тетраплоидного сорта гречихи.

Литература

1. Дьякова М.И. Цитогенетическое изучение совместимых и несовместимых скрещиваний диплоидной и тетраплоидной гречихи (*Fagopyrum esculentum* Moench)// Генетика цветка и проблема совместимости у гречихи. М., 1988. С. 67-78.
2. Кадырова Л.Р., Ситников А.П. К морфологии репродуктивных органов *Fagopyrum esculentum* Moench// Сборник научных трудов «Научное обеспечение производства зернобобовых и крупяных культур» (40 лет ВНИИЗБК). Орел, 2004. С. 464-472.
3. Кобозева Е.А. К вопросу о развитии и роли различных цветков гречихи в формировании урожая// Ученые записки Башк. Университета. 1964. Вып. 19. № 2. С. 93-98.
4. Ситников А.П. Изменчивость репродуктивных структур в роде *Polygonum* L. и у других представителей семейства *Polygonaceae* Juss. // Автореф. дис... канд. биол. наук. Казань, 1991. 19с.
5. Фесенко И.Н. Изменение показателя «число пылевых зерен на цветок» при переходе к самоопылению у гречихи // Тез. докл. 2-го съезда ВОГиС. СПб., 2000. Т.1. С.162-163.
6. Фесенко Н.В., Наумова Г.Е. Пылевой режим в сортовых популяциях гречихи и методы его регулирования в селекции этой культуры// Генетика, селекция, семеноводство и возделывание гречихи. Научные труды ВАСХНИЛ. М., 1976. С. 59-67.
7. Чуб В.В., Юрцева О.В. Математическое моделирование формирования цветка у представителей семейства *Polygonaceae*// Бот. Журнал. 2007. Т.92. №1. С. 114-134.
8. Kadirova L., Sytnykov A. Reproductive biology of buckwheat// «Advances in buckwheat research» Proceedings of the 11th International Symposium on Buckwheat. Orel, 2010. P. 331-339.