

ТЕТРАПЛОИДНАЯ РОЖЬ: ЭНДОГЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПСЕВДОСОВМЕСТИМОСТИ

И.С. Попова, В.К. Шумный

Учреждение Российской академии наук Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: shumny@bionet.nsc.ru

Для тетраплоидной озимой ржи предложена формальная оценка эндогенной изменчивости псевдосовместимости (ПСС) – варьирования озерненности при самоопылении между колосьями одного растения. Выделено два класса эндогенной изменчивости: узкая и широкая и в зависимости от класса эндогенной изменчивости и уровня ПСС – четыре фенотипа растений. Введено понятие структуры популяций по эндогенной изменчивости признака. Показаны широкая изменчивость структуры популяций по годам и тесная связь между ней и средними для популяций значениями ПСС. Обсуждаются причины эндогенной изменчивости и целесообразность ее изучения.

Ключевые слова: тетраплоидная озимая рожь, система размножения, псевдосовместимость, эндогенная изменчивость.

Генетически контролируемая самонесовместимость (СН) является одним из механизмов перекрестного опыления посевной ржи. Принудительное самоопыление в определенных географических условиях (Шумный, 1978; Попова, 2009) или при определенных параметрах температуры и влажности воздуха в фитотроне (Gertz, Wricke, 1991) приводит к заметному ослаблению СН – псевдосовместимости (ПСС). Показано, что экспериментальное удвоение числа хромосом не разрушает самонесовместимость, однако по сравнению с диплоидной тетраплоидная рожь характеризуется относительно большей склонностью к ПСС (Lundqvist, 1957).

Эндогенная изменчивость – это варьирование органов или свойств в пределах индивидуума (Мамаев, 1972. С. 17). Она описана на разных уровнях морфофизиологической организации растения, вплоть до размеров пыльцевых зерен в пределах пыльника и пыльников (Бейлис-Вирова, 1963; Овчинников, Шиханова, 1964). У диплоидной ржи И.М. Суриков (1991) обнаружил наличие четкой тенденции возрастания самофертильности от основания к середине и последующего ее падения к верхушке колоса.

Эндогенная изменчивость – это по сути различные способы проявления в онтогенезе

одного и того же растения (генотипа) в меняющихся условиях внешней среды. Ее определяют как «норму реакции» (Ушаков, 1978; Смирнов, Соснихина, 1984; Магомедмирзаев, 1990) и как пластичность организма. В основе пластичности лежат физиологические реакции. Отмечается, что если продолжительность воздействия среды на признак много меньше одного вегетационного цикла, то любые фенотипические модификации суть проявление пластичности, изменяющейся от растения к растению. Понятие пластичности одинаково применимо к изменчивости между растениями и к изменчивости признака между повторяющимися элементами растения. Ширина изменчивости определяется эпигенетическим ландшафтом, который сам по себе генетически детерминирован (Bredshaw, 1965). Не исключают, что развитие однозначных количественных признаков метамерных органов (суть повторяющихся признаков) может зависеть и от протекающих в онтогенезе растений автоволновых эпигенетических процессов (Кызласов, 1988).

Изучение закономерностей внутривидовой изменчивости рекомендуют начинать именно с оценки амплитуды эндогенной изменчивости (Мамаев, 1972; Ушаков, 1978).

Данные позволяют получить представление о разнообразии норм реакции растений и расширить круг методов анализа генотипической составляющей в общей фенотипической изменчивости признака (признаков) (Драгавцев, 1969; Фолкнер, 1985).

У посевной ржи при едином генетическом контроле со стороны главных локусов СН по уровню озерненности при самоопылении иногда наблюдаются разительные различия между колосьями одного растения. В прикладной генетике интерес к этому типу изменчивости возникает в связи с вопросами о наследуемости ПСС, схемах поддержания в сортах генетически обусловленной доминантной короткостебельности, а также при создании исходного материала для сортов-синтетиков и выборе селекционного материала для длительного хранения. Целью работы было изучить феноменологию эндогенной изменчивости псевдосовместимости у тетраплоидной ржи. В доступной литературе соответствующие данные не обнаружены.

Материал и методы

Объектом исследования были сорта и формы тетраплоидной озимой ржи, созданные совместно Институтом растениеводства и селекции (СибНИИРС) СО РАСХН и Институтом цитологии и генетики (ИЦиГ) СО РАН (г. Новосибирск). Эксперименты выполнены на селекционно-генетической станции ИЦиГ в пригороде Усть-Каменогорска (Восточно-Казахстанская область).

Для стимуляции кущения и удобства изоляции применили ручной широкорядный посев. Использовали два типа изоляторов: отдельные колосья закрывали пергаментными изоляторами, растения – изоляторами из бязи. В вертикальном положении изолированные колосья поддерживались с помощью системы шпалер. Конструкция опор для матерчатых изоляторов была позаимствована у В.И. Худюерко (Украинский НИИ растениеводства, селекции и генетики им. В.Я. Юрьева, г. Харьков). Рядом с растением втыкали стержень из проволоки-катанки, на который надевали специально изготовленное кольцо. Побеги растения заводили в кольцо и закрывали матерчатым изолятором, который сверху над кольцом, а снизу вместе со стебля-

ми и стержнем стягивали шпагатом. Кольцо на стержень крепилось таким образом, что по мере необходимости оно вместе с изолятором могло свободно передвигаться по стержню. Под один изолятор помещали все или некоторое число (но не менее пяти) колосьев растения. Подседа и слабые побеги удаляли.

При анализе экспериментального материала учитывали число изолированных растений, колосьев, цветков и завязавшихся семян. Псевдосовместимость колоса определяли двояко: либо числом завязавшихся семян, либо долей (%) цветков с зерновками по отношению к числу изолированных; ПСС растения – только долей цветков с зерновками к числу всех цветков на изолированных колосьях. Каждый год характеризовался одной тетраплоидной популяцией, объединяющей выборки растений из разных сортов и форм.

Неизбежно возник вопрос о критериях оценки эндогенной изменчивости. В экспериментах по изучению генетики самонесовместимости у посевной ржи применяют так называемую «границу отсечения». Разными авторами в разные периоды изучения СН в качестве границы отсечения предлагались 5, 10, 15, 20 %-е и иные уровни озерненности при самоопылении (Смирнов, Соснихина, 1984; Суриков, 1991). В частности, предполагалось, что 20 %-й уровень ПСС можно рассматривать в качестве условной границы, разделяющей растения родительского поколения в отношении способности давать I_1 с двумя различными характеристиками распределений по самофертильности (Суриков, 1991). Однако И.М. Суриков высказал, очевидно, общее мнение о некоторой условности границ отсечения. Тем не менее выраженность эндогенной изменчивости ПСС мы формализовали именно в соответствии с границами отсечения: 20 % для колосьев и 10 % для растений. В наших экспериментах среднестатистический колос озимой тетраплоидной ржи содержал 64–66 цветков. Следовательно, в колосе 20 %-му уровню озерненности соответствовало примерно 13 зерновок. Выделили 4 типа растений. В колосьях первого и второго типов растений число зерен при самоопылении варьировало от 0 до 13, но у растений первого типа ПСС была ниже, а второго типа – выше 10 %-го уровня. В колосьях третьего и четвертого типов растений

число зерен варьировало от 0 и до максимально возможного в пределах колоса, но у растений третьего типа ПСС была ниже, а у растений четвертого типа – выше 10 %-го уровня. Первый и второй типы растений отнесли к классу узкой эндогенной изменчивости, третий и четвертый – к классу широкой эндогенной изменчивости. Соотношением четырех типов растений обозначили структуру популяции по эндогенной изменчивости ПСС.

Можно было бы выделить еще один тип растений: с изменчивостью ПСС между колосьями от 14 зерновок и выше. Опыт показал, что в «нормальных» условиях внешней среды доля таких растений составляла менее одного процента, но существенно возрастала с повышением средних значений ПСС. Возможны иные принципы и критерии оценки эндогенной изменчивости, но использование границ отсечения позволяет унифицировать процедуру классификации.

Результаты

Эндогенная изменчивость ПСС присутствовала в каждой из изученных популяций. Из данных литературы следует, что у диплоидной ржи при увеличении числа колосьев, изолируемых на одном растении, завязывается больше семян (Бондарь, 1973; Кобылянский, 1982) и существенно снижается доля самостерильных растений, вплоть до их полного исчезновения при клонировании (Суриков, 1991). Аналогичные тенденции выявлены нами и у тетраплоидной ржи. Растения, у которых не завязалось ни одной зерновки, встречались крайне редко, но не были обнаружены и растения, озерненность которых при самоопылении соответствовала бы таковой у растений в производственных посевах тетраплоидной ржи.

Из табл. 1 видно, что средний уровень ПСС и структура популяций по эндогенной изменчивости признака варьировали по годам. Доля растений первого типа колебалась от 12,4 до 71,8 %; второго – от 0 до 13,5 %; третьего – от 0 до 12,1 % и четвертого типа – в пределах 19,8–79,8 %. Своеобразие структуры популяций состояло в относительно низкой частоте растений второго и третьего типов. Наибольший вклад в изменчивость структуры популяций делали растения первого и четвертого типов.

В последнем столбце табл. 1 показано отношение числа растений с узкой к числу растений с широкой эндогенной изменчивостью. Видно, что соотношение двух классов эндогенной изменчивости достаточно четко коррелировало со среднегодовым уровнем ПСС. В 1980 г. была выявлена относительно низкая псевдосовместимость (6,5 %), и ей соответствовала самая высокая доля растений первого типа (71,8 %). С другой стороны, в 1977 и 1996 гг. ПСС превысила 20 %-й уровень или была близка ему, частота растений четвертого типа составила соответственно 71 и 80 %. Коэффициент ранговой корреляции между средним для года значением ПСС и долей растений четвертого типа составил 0,93, а растений с широкой эндогенной изменчивостью – 0,95 (при $n = 16$ и $P_{0,95} - \chi^2 = 0,50$). Иными словами, структура популяций по эндогенной изменчивости определяла среднее популяционное значение ПСС.

Отсюда следует, что по среднему значению ПСС с достаточной долей вероятности можно составить представление об особенностях эндогенной изменчивости признака в конкретной популяции.

В пределах изолятора не представляется возможным определить дату цветения каждого колоса. Правда, такие наблюдения затруднительны и при изоляции одиночных колосьев, поскольку рожь характеризуется взрывным и порционным цветением. Поэтому в одном из экспериментов в 1992/1993 г. мы ограничились тем, что на изоляторах, закрывавших одиночные колосья, отмечали лишь дату изоляции, а сам изолятор надевали в момент выхода колоса из обертки флагового листа. Для того чтобы продлить срок цветения ржи до конца июня, осенью 1992 г. рожь выселили на 10 дней позже принятых сроков сева.

По данным Восточно-Казахстанской сельскохозяйственной опытной станции, в непосредственной близости к которой были расположены посеvy ржи, средняя температура воздуха в первой, второй и третьей декадах июня составила 16,8°, 16,0° и 21,0 °С при средней многолетней соответственно 16,4°, 18,0° и 19,0 °С.

Следовательно, июнь 1993 г. характеризовался вполне «нормальным» температурным режимом. Соответственно и уровень ПСС в 1993 г. оказался относительно низким (7,6 %, табл. 1).

Таблица 1

Динамика эндогенной изменчивости псевдосовместимости (ПСС)
в популяциях тетраплоидной озимой ржи

Год	ПСС в среднем за год, % (Попова, Шумный, 2008)	Изучено растений, шт.	Частота четырех типов растений, %				Отношение числа растений с узкой к числу растений с широкой эндо- генной изменчи- мостью
			Узкая эндогенная изменчивость (0–13 зерновок в колосе)		Широкая эндогенная изменчивость (0 > 13 зерновок в колосе)		
			Тип 1: ПСС ≤ 10%	Тип 2: ПСС > 10%	Тип 3: ПСС ≤ 10%	Тип 4: ПСС > 10%	
1977	26,2	241	12,4	6,2	10,4	71,0	0,2
1978	10,0*	273	55,7	2,9	5,9	35,5	1,4
1979	11,3	153	52,3	2,6	3,9	41,2	1,2
1980	6,5	465	71,8	3,9	4,5	19,8	1,2
1981	15,7	128	39,0	1,6	3,1	56,2	0,7
1986	14,2	127	22,8	0	0	77,2	0,3
1987	11,0	111	48,6	3,6	5,4	42,3	1,1
1988	11,7	297	35,0	0,3	11,1	53,5	0,5
1989	10,9	199	60,8	5,5	11,6	22,1	2,0
1991	8,2	360	69,7	3,0	7,2	20,0	2,7
1992	8,0	265	58,1	3,4	12,1	26,4	1,6
1993	7,6	320	65,6	7,5	6,6	20,3	2,7
1994	9,0	170	63,5	3,5	7,6	25,3	2,0
1996	19,0	89	13,5	4,5	2,2	79,8	0,2
1997	9,9	116	52,6	3,4	5,2	38,8	1,3
1998	12,0	52	34,6	13,5	3,8	48,1	0,9

* ПСС только данной выборки растений.

У колосьев, изолированных в интервале с 11 по 25 июня, средние значения ПСС изменялись от 2,5 до 9,4 % (табл. 2). При небольшой выборке колосьев колебания средних значений ПСС по датам изоляции ожидаемы и допустимы. Некоторое повышение псевдосовместимости в конце июня совпало с повышением средней температуры воздуха в конце третьей декады. В этом эксперименте ПСС (7,0 %) практически соответствовала средней оценке признака по всему экспериментальному материалу (табл. 1) и, кроме того, уровень ПСС и частота растений третьего и четвертого типов (26,9 %) были, по сути, идентичны данным 1980 г. (6,5 % и 24,3 % соответственно).

Тем интереснее результаты самоопыления отдельных раскутившихся растений. Табл. 3 демонстрирует наблюдавшуюся в эксперименте широкую изменчивость между растениями по

проявлению эндогенной изменчивости признака. У растений четвертого типа (№ 294, 320/1 и 320/2) не обнаружили четкой связи между датой изоляции и выраженностью ПСС: в разные дни июня в колосьях завязалось от 5 до 31 зерновки. Широкую изменчивость числа семян наблюдали и между одновременно изолированными колосьями в пределах растения. Так, у растения № 294 в колосьях, изолированных 11 июня, завязалось 7, 12 и 31 зерновка. Растение 250/4 оказалось самонесовместимым, т. е. относилось к числу так называемых растений-«упрямцев».

Из года в год неизменными были: конструкция бязевых изоляторов, методика изоляции и набор тетраплоидных форм. Следовательно, причины, которые могли бы влиять на выраженность ПСС и уровень ее эндогенной изменчивости, были одни и те же, за исключением

Таблица 2

Псевдосовместимость тетраплоидной ржи в зависимости от даты изоляции колосьев; г. Усть-Каменогорск, июнь 1993 г. (ПСС, %)

Дата	Изолировано колосьев, шт.	ПСС, %	Число цветков в колосе, в среднем
11	73	5,9	69,1
15	32	6,7	71,6
16	19	2,5	70,0
17	33	5,7	67,8
18	20	8,6	70,6
19	37	8,8	68,4
20	29	5,4	68,1
21	28	7,1	69,0
22	38	7,7	70,2
23	12	7,1	72,0
24	23	8,6	65,4
25	24	9,4	68,2
Всего	368	7,0	69,1

меняющихся факторов окружающей среды. Повышение или понижение среднего значения ПСС – это сдвиг всей популяции в пределах нормы реакции, но, очевидно, каждому растению был присущ свой уровень устойчивости к действию факторов внешней среды.

Обсуждение

По мнению И.М. Сурикова (1991), возможное время влияния условий внешней среды на самонесовместимость посевной ржи следует отнести на период опыление–рост пыльцевых трубок–оплодотворение.

Условия прохождения растениями вегетативных стадий не оказывают влияния на выраженность ПСС. С другой стороны, А.А. Краснюк полагал, что «главными губительными факторами в плодоношении», в том числе и при самоопылении, являются не только определенный режим температуры и влажности воздуха в период колосения и цветения ржи, но и недостаток влаги в предпосевной и посевной периоды (Краснюк, 1936. С. 19). Эксперименты по самоопылению

Таблица 3

Псевдосовместимость (число зерновок в колосе) колосьев, изолированных в разные дни июня в 1993 г.

Дата	Зерновок (шт.) в колосьях у растений (№)								
	250/1	250/4	294	299/3	306/1	306/3	316/1	320/1	320/2
11	2; 7; 13	0; 0; 0	7; 12; 31	0; 2; 3; 5	1; 2	0; 3; 5; 10; 14; 17	9; 2	5; 7	
15	4; 8		22		0; 8	0; 1; 3			30
16	5	0; 0; 0	29						
17		0; 0; 0	18; 26	0	0; 1; 2	1; 2; 18; 19			
18	0		29	11		8			31
19	4; 8	0	17	4; 14		3; 13	1	19	
20	–	0; 0		5; 8; 12	5		0; 2; 3	17	
21				4	3; 4; 5		0	15; 19; 23	
22		0			1; 4	1	1; 3		15; 31; 23
23				3	4	0; 0; 2			6; 22; 29
24	4				1; 1			14; 15	24
25	2			4	5	2	0; 8		
Изучено колосьев	11	13	9	13	17	21	11	9	9
цветков	704	804	624	984	1260	1432	752	628	656
ПСС, %	8,1	0	30,6	7,6	3,7	8,5	3,9	21,3	32,2

диплоидной озимой ржи выполнялись автором в Саратове, а в засушливых условиях Саратовской области, как известно, существенное влияние на состояние посевов зерновых оказывают осенне-зимние запасы влаги.

У посевной ржи «совместимое» пыльцевое зерно начинает прорастать уже через 90 секунд после оседания на рыльце. При несовместимом опылении пыльцевое зерно не прорастает либо формирует очень короткую пыльцевую трубку, которая не вздувается и не лопаются (Heslop-Harrison, 1979). В относительно недавно предложенной молекулярно-генетической модели осуществления реакции самонесовместимости предполагается, что у посевной ржи СН сигнальная система расположена в пыльцевом зерне; рыльце играет относительно пассивную роль. Начальный этап – «узнавание» пыльцевого зерна – имеет место преимущественно перед формированием пыльцевой трубки. Растворимые S- и Z-специфические генные продукты пестика действуют как сигнальные молекулы (лиганды?). Их объединение с S – Z партнерами на поверхности несовместимого пыльцевого зерна, возможно, внеклеточными доменами протеинкиназы, запускает процесс фосфорилирования в пыльцевом зерне. Одновременно в качестве вторичного посредника в пыльцевое зерно извне через верапамил-зависимые кальциевые каналы поступают свободные ионы кальция. Иницируется каскадный сигнальный путь, ведущий в итоге к передаче внешнего сигнала на геном. Предполагается, что в реакции отторжения несовместимых пыльцевых зерен принимают участие не только аллели главных локусов СН (S и Z), но и локусы в хромосомах 3R, 5R и 6R (Wehling *et al.*, 1995).

Ионы кальция играют важную физиологическую, регуляторную и сигнальную роли в процессе полового размножения растений (Ge *et al.*, 2007). Их активность зависит от факторов окружающей среды и буферных систем клетки. Известно, что под влиянием определенного диапазона температур в клетках происходят различной глубины конформационные изменения, которые могут существенным образом повлиять на процесс узнавания специфических сигналов, усиливая или ослабляя их. Изменение экспрессии белков в структуре плазматических мембран может сопровождаться значительными

отклонениями в трансмембранном транспорте Ca^{2+} . Молекулярные механизмы экспрессии локусов СН и генов-модификаторов не ясны и поныне, но в генеративной сфере, согласно предлагаемой модели, к ослаблению СН могут вести сбои в любом звене цепи событий, ответственных за реакцию самонесовместимости.

Озимая рожь кустится преимущественно осенью, но не исключено продолжение процесса и ранней весной (Кобылянский, 1982). В отклоняющихся от нормы температурном и световом режимах наибольшей изменчивостью обладают второй, пятый и седьмой этапы органогенеза. На втором этапе органогенеза формируется основа вегетативной сферы растений, и именно в этот период закладывается физиологическая неоднородность побегов однолетнего злака (Куперман, 1973). Все морфофизиологические изменения осуществляются в верхушечной меристеме конуса нарастания побегов. Показано, что апикальная меристема травянистых растений подвержена сильному влиянию факторов внешней среды, что куст травянистого растения является гетерогенной структурой и что степень разнообразия побегов определяется местом и временем заложения, формирования и их функционирования в общей системе растения (Куперман, 1973; Юсуфов, 1978; Батыгин, 1986; Магомедмирзаев, 1990). Важную роль играют механизмы транспорта пластических веществ и проведения биоэлектрических импульсов (Юсуфов, 1978; Батыгин, 1986). В принципе это стратегия физиолого-биохимических адаптивных реакций. Неравномерное распределение энергетических ресурсов между побегами растения может быть одной из причин изменчивости экспрессии генов-модификаторов и как следствие – формирования эндогенной изменчивости ПСС. Если это так, тогда основа эндогенной изменчивости признака формируется уже на первых этапах органогенеза и в оценке влияния условий внешней среды на СН справедливы обе точки зрения: и А.А. Краснюка, и И.М. Сурикова. Можно допустить, что на фоне возможной стохастичности процессов онтогенетического развития каждому растению тетраплоидной ржи присущ свой диапазон морфофизиологического разнообразия побегов.

Присутствие генов-модификаторов признается фактически всеми исследователями

систем размножения у растений, однако суждения относительно их природы крайне неоднозначны (Lundqvist, 1958; Вайсман, 1984; Смирнов, Соснихина, 1984; Суриков, 1991). Предполагается, что гены-модификаторы характеризуются пороговым эффектом; могут сегрегировать более или менее независимо от главных локусов СН с образованием новых специфических комбинаций; число аллелей локусов СН в популяции может быть небольшим, но число специфичностей – высоким за счет сегрегации генов-модификаторов. Н.Я. Вайсман (1984) приводит данные литературы о сложных отношениях между главными локусами СН и генами-модификаторами (минорными генами). Наибольшая доля изменчивости по ПСС определяется их аддитивным взаимодействием, но выявлены доминирование, эпистаз и иные типы взаимодействия. Неизменно то, что эффект самих генов-модификаторов зависит от условий окружающей среды.

Реакция СН у тетраплоидной ржи менее, чем у диплоидной, защищена от влияния факторов внешней среды (Lundqvist, 1957, 1958). А. Лундквист, не отрицая присутствия генов-модификаторов и неоднозначной реакции разных аллелей локусов СН на самоопыление, некоторое ослабление СН объяснил эффектом «разбавления», т. е. снижением количества вещества, вырабатываемого одной парой S-Z аллелей при увеличении числа специфичностей в тканях тетраплоидных растений. Применительно к молекулярно-генетической модели СН это можно было бы определить как ослабление специфического сигнала.

Полагают, что многие гены и генные комплексы старше видов, с которыми мы имеем дело в текущее время (Шепард, 1970). Таксономия рода *Secale* все еще неопределенна. Число диких видов, выделяемых в пределах рода, зависит от критериев, используемых при классификации. В понимании В.Д. Кобылянского (1982) в плиоцене обособились наиболее древние виды ржи: *Secale montanum* Guss (рожь горная, перекрестноопыляющийся вид) и *S. silvestre* Host. (рожь лесная, самоопылитель). Гибридизация названных видов дала начало новому виду – *S. iranicum* (рожь иранская, самоопылитель). Предполагается, что рожь посевная (*S. cereale* L.) возникла как гибрид между рожью горной и

иранской. Правда, рожь иранская как самостоятельный вид могла развиваться параллельно с *S. montanum* Guss и *S. silvestre* Host. Из данных литературы следует, что в гибридном потомстве видов, неодинаковых по системе размножения, порою не наблюдается полного поглощения одной системы размножения другой (например, *Triticale* (Симинел, Кильчевская, 1984)). Может быть так, что в систему генов-модификаторов посевной ржи включились «реликтовые» гены, привнесенные видами-самоопылителями, если, конечно, эти гены не потеряли активность путем гетерохроматизации либо иным способом.

Эндогенную изменчивость СН у тетраплоидной озимой ржи можно объяснить множеством причин. Среди них: сегрегация генов-модификаторов; физиологическая неоднородность генеративных побегов однолетнего злака, динамика цветения колоса и колосьев одного растения; особенности суточной ритмики цветения и опыления; возраст цветков; возможное физиологическое разнообразие пыльцевых зерен и рылец пестиков (Львова, 1950); цитологические аномалии при формировании гамет; реакция пыльцевых зерен на факторы окружающей среды; случайные причины. Даже ветры, обычные в июне для окрестностей Усть-Каменогорска, могли бы влиять на режим опыления тетраплоидного растения – на соотношение авто- и геитеногамии. Однако многолетнее изучение показало, что в проявлении узкой и широкой эндогенной изменчивости наблюдается некоторая закономерность (табл. 1). Рассмотрим два крайних варианта. При сравнительно низком среднем значении ПСС (1980 г.) в популяции присутствовало около 20 % растений с широкой эндогенной изменчивостью и относительно высокой озерненностью. С другой стороны, в условиях, которые стимулировали проявление достаточно высоких значений ПСС (1977 – 26,2 %; 1996 – 19,0 %), в тетраплоидных популяциях были выявлены растения первого типа (соответственно 12,4 и 13,5 %). Иными словами, в том и другом случаях имелись растения, у которых главную роль в определении уровня ПСС играли факторы «внутренней среды обитания», т. е. индивиды, генетически склонные к относительно высокой и низкой псевдосовместимости и соответственно к широкой и узкой эндогенной изменчивости. Данные 1993 г.

подтверждают эти наблюдения. Из данных табл. 3 видна интересная особенность растений четвертого типа. При колосе с самым высоким числом семян, как правило, имелась своеобразная «группа поддержки», т. е. колосья также с относительно большим числом зерновок, но все же более низким, чем у главенствующего колоса. Эта особенность растений четвертого типа может служить хорошим ориентиром при выборе желательных растений.

Возможно тогда, когда условия вегетации близки к исторически типичным для вида, у озимой ржи преобладают растения с низким уровнем ПСС и узкой эндогенной изменчивостью, но четче проявляется генотипическая компонента псевдосовместимости. И наоборот иные параметры температуры и влажности воздуха способствуют повышению модификационной изменчивости СН (Шумный, 1978; Gertz, Wricke, 1991; Попова, 2009). Ряд данных, к сожалению, небольшой, позволяет предположить, что в Евразии неким рубежом для проявления заметной модификационной изменчивости СН являются природные условия районов, расположенных вблизи 50° с.ш. Так, в г. Усть-Каменогорске (49°52') (Восточно-Казахстанская область) такой феномен выявлен главным образом у тетраплоидной озимой ржи (Попова, Шумный, 2008). В г. Саратове (51°33') (Поволжье) в отдельные годы наблюдали достаточно высокие значения ПСС у диплоидной озимой ржи (Краснюк, 1936). Для г. Харькова (49°52') (Украина) показаны весьма низкие значения ПСС (Бондарь, 1973), но предполагается, что в сортовых посевах диплоидной озимой ржи присутствуют высокосамофертильные растения (Деревянко, Здрилько, 1982). Несколько южнее 50 параллели – в Леоне (42°52'), (Испания) – обнаружен заметный уровень самоопыления в полевых посевах диплоидной озимой ржи (Vaquero *et al.*, 1989).

Полезен ли анализ эндогенной изменчивости признака? В пределах растений автофертильных линий озимой диплоидной ржи была выявлена следующая изменчивость озерненности колосьев: 0 – 17,9 %; 0 – 29,5 %; 0 – 47,9 %; 0 – 63,6 %. Авторы отметили, что «данные по варьированию автофертильности в пределах растения заставляют относиться с осторожностью к оценке тех растений, у которых

был изолирован всего один колос» (Смирнов, Соснихина, 1984. С. 138). Следовательно, помимо указанных выше преимуществ анализа эндогенной изменчивости (Драгавцев, 1969; Фолкнер, 1985), изоляция нескольких колосьев в пределах растения и данные относительно эндогенной изменчивости снижают риск ошибочного суждения относительно склонности растения к ПСС. В процессе изучения деревьев хвойных пород была выявлена интересная закономерность – уровень индивидуальной изменчивости того или иного признака имел ту же размерность, что и уровень его эндогенной изменчивости (Мамаев, 1972. С. 259). Очевидно, растения четвертого типа могут быть использованы для определения масштаба изменчивости озерненности при самоопылении в конкретной популяции тетраплоидной озимой ржи.

Понятно, что методика самоопыления определяется задачей эксперимента. Для сравнительной оценки тетраплоидных популяций по ПСС можно ограничиться самоопылением 1–2 колосьев в пределах растения при статистически обоснованной выборке последних. С другой стороны, анализ эндогенной изменчивости полезен в работе по созданию и поддержанию самоопыленных потомств. Возможно, в районах, заметно модифицирующих СН, как, например, у тетраплоидной ржи в Усть-Каменогорске (Попова, Шумный, 2008), отбор исходных растений – родоначальников инбредных линий – желательнее вести при относительно низких популяционных значениях ПСС. С другой стороны, если известны погодные тренды географического пункта и если условия внешней среды в целом способствуют проявлению ПСС, то для поддержания самоопыленных потомств можно прибегнуть к такой процедуре, как изменение сроков сева. Однако этот вопрос требует отдельного анализа.

Псевдосовместимость проявляется только в эксперименте. Признак «спрятан в недрах» популяции и не является напрямую объектом действия естественного отбора, если только не затрагивается каким-либо «попутным транспортом». Предполагается, что модификации по генам, контролирующим систему размножения растений, играют не прямую приспособительную, а более важную роль – одного из факторов генотипической перестройки популяции.

Возможно, растения с лабильной системой СН – это мобилизационный резерв вида (Шумный, 1978).

Литература

- Батыгин Н.Ф. Онтогенез высших растений. М.: Агропромиздат, 1986. 99 с.
- Бейлис-Вирова Р.А. Історія індивідуального розвитку жита. Київ: Держсільгоспвидав УРСР, 1963. 140 с. (Бейлис-Выврова Р.А. История индивидуального развития ржи. Киев: Сельхозиздат УССР, 1963).
- Бондарь В.Т. Наследование самофертильности у самоопыленных линий озимой ржи // Респ. межвед. темат. науч. сб. 1973. Вып. 24. С.73–76.
- Вайсман Н.Я. Влияние генетических факторов и внешних условий на выражение признака несовместимости (псевдосовместимости) // Генетика сахарной свеклы. Новосибирск: Наука, 1984. С. 108–120.
- Деревянко В.П., Здрилько А.Ф. Наследование признака самофертильности у озимой диплоидной ржи // Генетика. 1982. Т. 18. № 12. С. 1987–1994.
- Драгавцев В.А. О возможности элиминации межиндивидуальной средовой компоненты дисперсии при оценке коэффициента повторяемости у растений // Генетика. 1969. Т. 5. № 2. С. 30–35.
- Кобылянский В.Д. Рожь. Генетические основы селекции. М.: Колос, 1982. 270 с.
- Краснюк А.А. Узкородственное разведение у ржи. М.: Изд-во ТСХА им. В.И. Ленина, 1936. 52 с.
- Куперман Ф.М. Морфофизиология растений. М.: Высш. шк., 1973. 255 с.
- Кызласов В.Г. Соразмерность изменчивости количественных признаков пшеницы // Совершенствование селекционно-генетических и семеноводческих процессов зерновых и зернобобовых культур в Нечерноземье. М.: НИИСХ центр. районов Нечерноземной зоны, 1988. С. 68–74.
- Львова И.Н. Некоторые вопросы цитофизиологии оплодотворения у злаков // Селекция и семеноводство. 1950. № 9. С. 11–23.
- Магомедмирзаев М.М. Введение в количественную морфогенетику. М.: Наука, 1990. 226 с.
- Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1972. 283 с.
- Овчинников Н.Н., Шиханова Н.М. Закономерности оттогенеза однолетних культурных злаков. М.: Наука, 1964.
- Попова И.С. Феноменология псевдосовместимости у яровой диплоидной ржи из коллекции ВИР // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. СПб, 2009. Т. 166. С. 457–463.
- Попова И.С., Шумный В.К. Тетраплоидная рожь: динамика псевдосовместимости // Информ. вестник ВОГиС. 2008. Т. 12. № 3. С. 378–385.
- Симинел В.Д., Кильчевская О.С. Изменчивость морфобиологических признаков потомства тритикале под влиянием инбридинга и кроссбридинга // Результаты селекционно-генет. исслед. полевых культур. Кишинев: Штиинца, 1984. С. 5–19.
- Смирнов В.Г., Соснихина С.П. Генетика ржи. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. 261 с.
- Суриков И.М. Несовместимость и эмбриональная стерильность растений. М.: Агропромиздат, 1991. 222 с.
- Ушаков Б.П. Статистическая обработка экспериментальных данных и их интерпретация с позиции популяционной биологии // Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39. № 4. С. 602–611.
- Фолкнер Д.С. Введение в генетику количественных признаков. М.: Агропромиздат, 1985. 485 с.
- Шеппард Ф.М. Естественный отбор и наследственность. М.: Просвещение, 1970. 213 с.
- Шумный В.К. Генетический контроль систем размножения у растений // Итоги науки и техники. Общая генетика. М.: ВИНТИ, 1978. Т. 3. С. 74–91.
- Юсуфов А.Г. Гомеостаз и регуляция у растений (к вопросу об эволюции онтогенеза) // Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39. № 5. С. 657–670.
- Bredshaw A.D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants // Adv. Genet. N.Y., London: Acad. Press, 1965. V. 13. P. 115–157.
- Ge L.L., Tian H.Q., Russell S.D. Calcium function and distribution during fertilization in Angiosperms // Amer. J. Bot. 2007. V. 94. № 6. P. 1046–1060.
- Gertz F., Wricke G. Inheritance of temperature-induced pseudocompatibility in rye // Plant Breeding. 1991. V. 107. P. 89–96.
- Heslop-Harrison J. Aspects of the structure, cytochemistry and germination of the pollen of the rye // Ann. Bot. 1979. Suppl. 1. P. 1–47.
- Lundqvist A. Self-incompatibility in rye. II. Genetic control in the tetraploid // Hereditas. 1957. Bd. 43. S. 467–511.
- Lundqvist A. Self-incompatibility in rye. IV. Factors related to self-seeding // Hereditas. 1958. Bd. 44. № 2/3. S. 192–256.
- Vaquero F., Vences F.J., Garcia P. *et al.* Mating system in rye: variability in relation to the population and plant density // Hereditas. 1989. V. 62. P. 17–26.
- Wehling P., Hackauf B., Wricke G. Characterization of the two-factor self-incompatibility system in *Secale cereale* L. // Adv. Plant Breeding: Suppl. J. Plant Breed / Ed. U. Kück, G.J. Wricke. Berlin: Verlag, 1995. V. 18. P. 157–166.

TETRAPLOID RYE: ENDOGENOUS PSEUDOCOMPATIBILITY VARIABILITY

I.S. Popova, V.K. Shumny

Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia,
e-mail: shumny@bionet.nsc.ru

Summary

Variation in seed set in selfed ears is proposed as an index of endogenous pseudocompatibility (PSC) variation in tetraploid winter rye. Selfing experiments were carried out in a field near Ust-Kamenogorsk (Kazakhstan). No less than five ears were isolated in each plant. We recognized two classes of endogenous variability, narrow and broad, and four plant phenotypes depending on the endogenous variability class and PSC level. The notion of population structure according to the endogenous variability of a trait is introduced. Broad variability of the population structure over years and close association between this variability and PSC values averaged over populations are shown. Causes of endogenous variability and advisability of its investigation are discussed.

Key words: tetraploid winter rye, reproductive system, pseudocompatibility, endogenous variability.