

Geneticheskiĭ kontrol' morfofiziologicheskikh i fiziologo-biokhimicheskikh protsessov u ŭiařovoi pshenit͡sy / L. V. Khotyleva [and others].

Contributors

Khotyleva, L. V.
Instytut henetyki i tsytalohii (Akademiia`navuk Belaruskai SSR)
Belorusskoe obshchestvo genetikov i selektsionerov.

Publication/Creation

Minsk : Nauka i tekhnika, 1984.

Persistent URL

<https://wellcomecollection.org/works/e8mn24h6>

License and attribution

You have permission to make copies of this work under a Creative Commons, Attribution, Non-commercial license.

Non-commercial use includes private study, academic research, teaching, and other activities that are not primarily intended for, or directed towards, commercial advantage or private monetary compensation. See the Legal Code for further information.

Image source should be attributed as specified in the full catalogue record. If no source is given the image should be attributed to Wellcome Collection.



Wellcome Collection
183 Euston Road
London NW1 2BE UK
T +44 (0)20 7611 8722
E library@wellcomecollection.org
<https://wellcomecollection.org>

Dupr

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ

морфо-
физиологических
и физиолого-
биохимических
процессов
у яровой
пшеницы



1 p.

KHOTYLEVA, L.V.
Geneticheskii kontrol...

QH



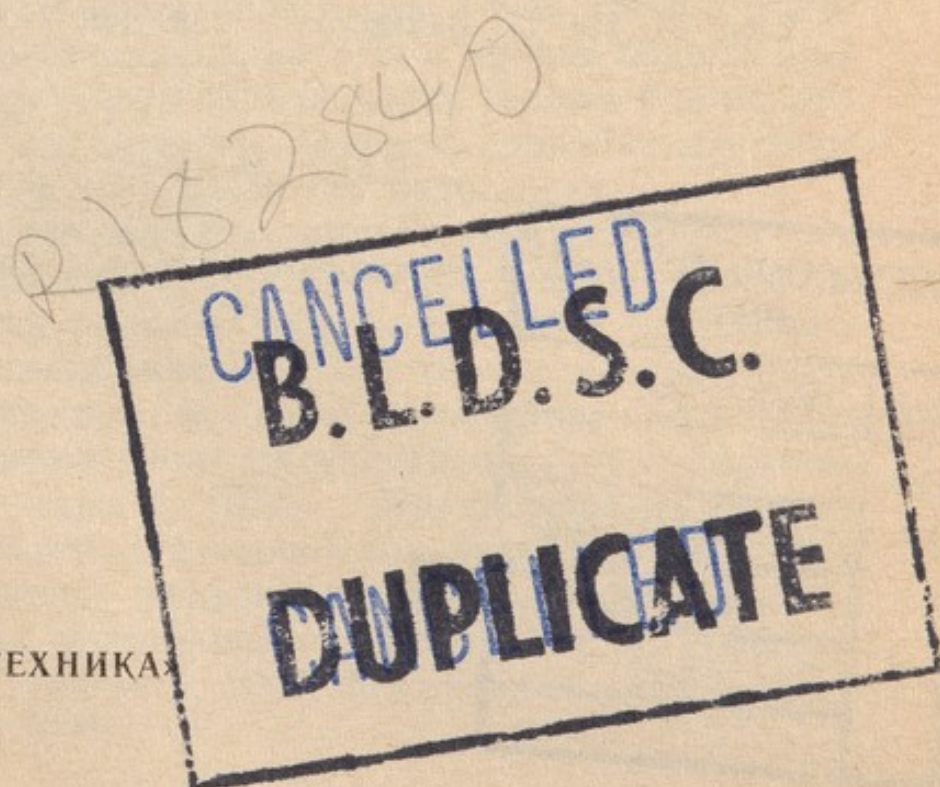
22500284581

АКАДЕМИЯ НАУК БЕЛОРУССКОЙ ССР
ИНСТИТУТ ГЕНЕТИКИ И ЦИТОЛОГИИ
Белорусское общество генетиков и селекционеров

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ

морфофизиологических и
физиолого-биохимических
процессов
у яровой пшеницы

МИНСК
«НАУКА И ТЕХНИКА»
1984



Авторы:

Л. В. ХОТЫЛЕВА, Т. А. ШЕВЕЛУХА, В. П. ДЕЕВА, А. П. ЕРМИШИН

Генетический контроль морфофизиологических и физиолого-биохимических процессов у яровой пшеницы / Л. В. Хотылева, Т. А. Шевелуха, В. П. Деева, А. П. Ермишин.— Мн.: Наука и техника, 1984.— 149 с.

В книге обобщены экспериментальные данные по генетической детерминации морфофизиологических и физиолого-биохимических процессов у яровой пшеницы. Путем изучения набора дителоцентрических линий выявлены генетические факторы, оказывающие влияние на темпы развития растений, ростовые процессы и формирование элементов потенциальной и реальной продуктивности. Подробно обсуждаются результаты исследования дыхания, содержания и компонентного состава белков, нуклеиновых кислот, активности ряда ферментов в онтогенезе и при действии гербицида 2,4-Д. Рассматриваются вопросы генетического контроля морфофизиологических и ростовых процессов в культуре изолированных тканей пшеницы.

Предназначена для специалистов в области генетики и физиологии онтогенеза, биохимиков, селекционеров, а также для преподавателей, аспирантов и студентов биологических и сельскохозяйственных вузов.

Табл. 31. Ил. 17. Библиогр.: с. 133—148.

Рецензенты:

А. Н. Палилова, д-р биол. наук,
В. Н. Решетников, канд. биол. наук

WELLCOME INSTITUTE LIBRARY	
Coll.	WELLCOME
Coll.	QH
No.	3803030101—098
	60—84
	M316—84

© Издательство
«Наука и техника», 1984.

ВВЕДЕНИЕ

Вопросы единства формы и функции растительного организма издавна привлекают внимание биологов. Большая роль в решении этой проблемы отводится онтогенетической физиологии, изучающей закономерности органогенеза и морфофизиологическую изменчивость различных жизненных форм высших растений.

В настоящее время накоплено большое количество данных об изменениях, происходящих в организме в процессе индивидуального развития. Анализ результатов работ К. Уодингтона (1964), А. Lang (1965), Р. Г. Бутенко (1967), Д. Боннера (1967), Э. Е. Хавкина (1969) и других дает основание рассматривать онтогенез как реализацию генетической информации по конкретным этапам, а последовательное прохождение морфофизиологических процессов как проявление наследственно предусмотренного и постепенного использования той или иной части генетической программы (Майстренко и др., 1973). Однако пока не ясно, на каком уровне общего процесса реализации определенной части генома блокируется развитие. Не решен также вопрос о способах генетического контроля на каждом этапе онтогенеза.

В последние годы усилия многих ученых направлены на разработку физиолого-генетической теории урожайности. Формируется новый подход в селекции, предусматривающий использование методов количественной оценки морфологических и физиологических признаков растений, ограничивающих их потенциальную продуктивность (Sharma, Bhowal, 1973). Морфофизиологический анализ применяется для выявления потенциальной продуктивности сортов сельскохозяйственных культур с целью изыскания возможностей повышения их реальной продуктивности (Bhowal, 1964; Morris et al., 1966; Sasa-

ki et al., 1968). В связи с этим актуальное значение приобретает исследование генетического контроля морфогенеза важнейших сельскохозяйственных растений, в частности зерновых. Данных по этому вопросу в литературе практически нет. Все сведения по генетической детерминации морфофизиологических процессов касаются только генома.

Первая глава настоящей монографии посвящена изучению роли отдельных хромосом яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum*) в процессах органогенеза. Использование набора дителоцентрических линий позволило установить генетические факторы, влияющие на темпы развития растений, ростовые процессы и формирование элементов потенциальной и реальной продуктивности.

Общепризнано, что в основе морфофизиологической дифференциации растительного организма, морфологических новообразований лежат генетически обусловленные последовательные изменения в синтезе и деятельности ферментов, регуляторных и структурных белков, онтогенетические изменения типа обмена веществ. Изучение метаболизма генетически маркированных линий, его изменений в ходе органогенеза под влиянием различных факторов среды должно способствовать выяснению молекулярных механизмов этих явлений.

Представлены также данные по генетическому контролю ряда физиолого-биохимических характеристик пшеницы. Подробно обсуждаются результаты изучения дыхания, содержания и компонентного состава белков, нуклеиновых кислот, активности ряда ферментов у дителоцентрических линий (ДТ-линий) пшеницы Чайниз Спринг в онтогенезе и при действии гербицида 2,4-Д.

В морфофизиологии растений широкое распространение получил метод культуры изолированных тканей. Однако в исследованиях генетического контроля морфогенеза его применение пока ограничено. Имеются лишь единичные сообщения, причем среди них особое место занимают работы с использованием пшеницы — очень удобного объекта генетического анализа (Baroncelli et al., 1978; Shimada, Makino, 1975 и др.). Поэтому в книге наряду с рассмотрением вопросов культивирования, особенностей метаболизма и цитогенетической стабильности культур особое внимание уделено генетическому контролю каллюсообразования и органогенеза пшеницы.

Глава I

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ОРГАНОГЕНЕЗА РАСТЕНИЙ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ

(*T. aestivum* L.)

В настоящее время селекционный материал при любой программе создания сортов с высоким биологическим потенциалом урожая оценивается лишь по конечному результату — величине сформированного урожая и анализу его структурных компонентов. Динамика же сложных физиолого-биохимических и морфогенетических процессов формирования урожая, особенности взаимосвязи этих процессов остаются недостаточно выясненными. Сейчас уже ни у кого не вызывает сомнения тот факт, что основные этапы индивидуального развития организма — общий ход онтогенеза, последовательность возрастных и морфофизиологических этапов, характер приспособительных реакций развития — генетически детерминированы. Каждый индивидуум обладает специфической морфогенетической нормой, определяющей тип развития, при котором рост и активность любой части связаны со всеми другими (Синнот, 1963). В основе ее лежит генетическая конституция, хотя при различных условиях внешней среды наблюдаются отклонения от нормы. Поэтому специфичность индивидуума обеспечивается нормой развития, свойственной каждому организму и нередко реализуемой различными путями.

Согласно общим представлениям, выдвинутым Д. Боннером (1967), генетический материал клетки организован в сложные, взаимодействующие морфогенетические программы. В процессе развития происходит последовательная реализация соподчиненных программ. Вегетативное и генеративное направления морфогенеза связаны с фенотипической реализацией в клетках стеблевого апекса двух различных генных групп, составляющих соответственно вегетативную и генеративную программы развития. Ряд экспериментальных данных пока-

зывает, что существует тесная взаимосвязь между генетическими программами вегетативного и генеративного морфогенеза. Показано, что условия, способствующие чрезмерному и длительному вегетативному росту, часто задерживают переход растений к генеративному развитию, а условия, резко ограничивающие интенсивный вегетативный рост, ускоряют цветение и плодоношение.

С такими случаями регуляции часто встречаются при фотопериодическом контроле развития у объектов с количественной реакцией. Предполагается, что у всех растений регуляция морфогенеза вероятнее всего связана не с механизмом полной блокировки и деблокировки определенных генетических программ, а с количественной регуляцией активности этих противоположных друг другу программ морфогенеза, т. е. можно предположить, что из-за каких-то внутренних причин в оптимальных условиях работает одна из программ, а в пессимальных — другая. В то же время имеются данные, что у некоторых объектов генетические программы вегетативного и генеративного морфогенеза являются взаимоисключающими, т. е. функционирование одной полностью подавляет функционирование другой.

Таким образом, в основу регуляции морфогенеза положено представление о том, что фенотипические различия между соцветием и вегетативным побегом контролируются различными генами. По-видимому, решающим моментом в регулировании роста и развития является включение и выключение в отдельных группах клеток конкретных генов в строго определенные моменты.

Говоря о физиологической основе повышения потенциальной урожайности сортов культурных растений, обычно имеют в виду создание новых генотипов с высокой фотосинтетической активностью, что в принципе достижимо, хотя и связано с очень сложной задачей получения наследственных изменений в тонкой структуре хлоропластов и других органелл клетки, взаимодействующих с ними. Однако связь между фотосинтезом и урожаем в действительности не так проста, как может показаться на первый взгляд. Например, у высокоурожайных сортов пшеницы интенсивность фотосинтеза при пересчете на единицу фотосинтезирующей поверхности оказалась ниже, чем у примитивных форм: у высокопродуктивных гексаплоидных пшениц она составляет 80% активности

диплоидных примитивных форм. Такое уменьшение интенсивности фотосинтеза у новых сортов с избытком компенсируется увеличением площади листьев на посевах и длительностью их функционирования, что обеспечивает рост чистой фотосинтетической продуктивности. Последняя проявляется в возрастании общей массы органического вещества, что также не гарантирует соответственного увеличения урожая зерна.

Большое значение имеет признак число зерновок при пересчете на единицу площади. Он зависит от потенциальной продуктивности колоса у данного сорта, но при недостаточном фотосинтезе в период налива зерновок их избыточное количество приводит к образованию щуплого зерна, резкому снижению величины и качества урожая. Таким образом, необходимо более глубоко выяснить причины, от которых зависит фотосинтетическая продуктивность в наиболее ответственный период развития растений — при формировании урожая зерна, с одной стороны, и выявить особенности взаимосвязи физиологических процессов этого периода и закономерностей онтогенеза — с другой.

Основополагающими работами по морфофизиологии хлебных злаков являются исследования А. А. Сапегина (1940). Он впервые рассмотрел процессы формирования колоса пшеницы как определенный этап онтогенеза, тесно связанный с агроэкологическими условиями формирования колоса. Им выдвинуто представление о периодах детерминации — скрытых качественных изменениях в конусе нарастания, предшествующих морфофизиологическим перестройкам.

Особенно интенсивно в течение многих лет работы по морфофизиологии растений проводятся в лаборатории биологии развития растений МГУ (Куперман, Ржанова, 1963; Куперман, Пономарев, 1972; Куперман, 1976; Куперман, 1977; Биологический контроль..., 1962). Исследованиями, проведенными в этой лаборатории, установлено, что в процессе онтогенеза пшеница, как и другие высшие растения, последовательно проходит 12 этапов органогенеза, каждый из которых сопровождается изменениями морфологических структур и соответствующих количественных показателей.

На I этапе органогенеза формирование побега начинается с образования инициальных клеток промеристемы. Из них формируется конус нарастания с первичными

зачатками органов будущего побега. Период от образования инициальных клеток до появления зародышевой почки обычно совпадает с процессом формирования семян. Клетки конуса нарастания на этом этапе морфологически слабо дифференцированы. Форма конуса нарастания у большинства растений куполообразная.

II этап органогенеза характеризуется дифференциацией конуса нарастания на зачаточные узлы и междоузлия стебля и зачаточные листья, т. е. идет процесс дифференциации основных вегетативных органов растения и в значительной мере предопределяется строение вегетативной сферы. На III этапе происходит разделение главной оси зачаточного соцветия и зачаточных кроющих листьев, брактей, прицветников, прицветничков. Образуются сегменты (зачаточные членики оси соцветия). Для IV этапа свойственно появление на зачаточной оси соцветия конусов нарастания второго порядка (зачаточных лопастей или веточек соцветия) в пазухах брактей.

Процессы образования и дифференциации цветков начинаются на V этапе. Закладываются тычинки, пестик и покровные органы цветка, наблюдается начало дифференциации тычиночного бугорка на тычиночную нить и пыльник. В конце этого этапа возникают новообразования — спорогенные ткани (археспориальные клетки). На VI этапе органогенеза продолжается формирование цветка (микро- и макроспорогенез), при этом образуются обычно обособленные одноядерные пыльцевые зерна. С переходом к VII этапу развиваются мужской и женский гаметофиты, наблюдается усиленный рост соцветия и покровных органов цветка, тычиночных нитей и столбика пестика.

VIII этап органогенеза характеризуется гаметогенезом генеративных органов. Завершаются процессы формирования всех органов соцветия и цветка. IX этап — цветение, оплодотворение и образование зиготы. В результате двойного оплодотворения возникают новые качественно отличные морфофизиологические структуры — эмбрионально-эндоспермальные ткани. После оплодотворения рыльце засыхает и околоцветник опадает. На X этапе растут и формируются плод и семя. В зародыше семени происходит дифференциация органов. XI этап — этап налива семени. XII этап характеризуется процессом превращения питательных веществ в запасные вещества семени.

Таким образом, этапы органогенеза — это последовательные качественно различные периоды формирования побега, в которых от этапа к этапу образуются онтогенетически новые органы с новым их функциональным состоянием.

Разработан также морфофизиологический метод исследования растений (Куперман, 1952, 1962), заключающийся в систематических наблюдениях за изменениями формирующихся органов и динамикой микроскопических процессов дифференциации верхушечных меристем. С помощью этого метода установлена взаимосвязь между особенностями этапов органогенеза и количественным проявлением элементов структуры урожая (Куперман, 1973; Устенко, Белоусов, 1974; Турбин и др., 1976). Метод позволяет выяснить потенциальные возможности растений и установить причины «разрыва» между потенциальной и реальной продуктивностью (Куперман и др., 1974; Мурашев, 1976; Ремесло и др., 1976).

Выбор направлений наших исследований основан на необходимости получения информации о генетической детерминации хода морфофизиологических процессов у яровой пшеницы. В качестве объекта исследований использовали дителоцентрические по стандартному плечу линии яровой пшеницы сорта Чайниз Спринг¹. Контролем во всех опытах служила эуплоидная форма этого сорта. При проведении опытов применяли вегетационный метод выращивания растений и на микроделянках. С 1975 по 1978 г. эксперименты проводились в условиях Белоруссии (Минская область), с 1980 по 1982 г. — в Московской области.

Особенности генеративных органов у ДТ-линий изучали с помощью морфофизиологического метода (Куперман, 1968, 1973). Для микроскопических наблюдений за конусами нарастания и их замеров на каждом этапе органогенеза брали 15—20 растений. Окончание роста стебля определяли ауксанографическим методом (Шевелуха, Шевелуха, 1967) и путем тщательного наблюдения за окончанием цветения фиксированных растений, так как ауксанографические записи показали прекращение роста стебля в момент высыпания пыльцы из последних пыльников. Образование листьев отмечали путем ежедневных

¹ Семена любезно предоставлены доктором Сирсом (E. R. Sears, Missouri Agr. Exp. Sta., USA).

наблюдений за 10—25 фиксированными растениями. Появление очередного листа регистрировали при полном разворачивании его пластинки.

Детерминация темпов развития яровой пшеницы

Для определения темпов развития ДТ-линий с целью выявления хромосом, контролирующих эти процессы у яровой пшеницы, были использованы два подхода.

1. Сравнение состояния конусов нарастания у ДТ-линий и эуплоидных растений с одновременным морфологическим анализом во всех вариантах опыта.

2. Анализ линий по мере наступления каждого этапа органогенеза и определение его продолжительности.

3-летние вегетационные опыты в условиях Белоруссии показали, что состояние конусов нарастания в одни и те же календарные даты может быть неодинаковым (табл. 1). Линии с дителоцентрическими хромосомами из первой гомеологической группы во всех опытах не имели существенного различия в скорости развития растений по сравнению с контролем. То же можно сказать о линии ДТ 2A^s в опыте 1976 г. Линии из третьей гомеологической группы вели себя неодинаково. ДТ 3B^L существенно не отличалась от эуплоидных растений, в то время как ДТ 3A^α и ДТ 3D^α по дифференциации и ростовым показателям конуса нарастания имели значительные отклонения от контроля и остальных ДТ-линий. В условиях теплицы уже на первых этапах развития (через 25 сут после появления всходов) ДТ 3D^α выделялась более быстрым формированием конуса нарастания и более интенсивным прохождением II этапа органогенеза, в результате чего сократился период закладки вегетативных органов растения. Разрыв во времени прохождения этапов органогенеза между ДТ 3D^α и другими линиями сохранялся и в более поздний период.

Аналогичные явления наблюдались и в обычном вегетационном опыте, хотя условия его проведения резко отличались от тепличных. Через 30 дней после появления всходов развитие конусов нарастания у 3D^α и ДТ 3A^α опережало на два этапа контроль и на три этапа медленно развивающиеся линии. У эуплоидных растений в это время происходила еще только закладка колосковых бугорков, у ДТ 1B^L и ДТ 5B^L — дифференциация

Скорость прохождения этапов органогенеза ДТ-линий яровой пшеницы Чайниз Спринг Таблица 1

Линия	1975 г. (теплица)				1975 г. (вегетационный опыт)				1976 г. (вегетационный опыт)			
	25		50		30		50		25		35	
	этап орга- ноге- неза	длина конуса, мм	этап орга- ноге- неза	длина конуса, мм	этап орга- ноге- неза	длина конуса, мм	этап орга- ноге- неза	длина конуса, мм	этап орга- ноге- неза	длина конуса, мм	этап орга- ноге- неза	длина конуса, мм
ДТ 1AL	II	0,70*	VI	1,49	V	1,83	VII	4,86	III	0,77	V	1,55
ДТ 1BL	II	0,50	VI	0,60	III	0,92	VII	2,52	III	0,89	V	1,50
ДТ 1DL	II	0,53	VI	0,59	V	2,19	VII	5,81	IV	0,91	V	1,71
ДТ 2AS	—	—	—	—	—	—	—	—	III	0,84	V	1,64
ДТ 3Aα	—	—	—	—	VI	3,69*	VIII	6,39*	IV	0,97	V	1,84
ДТ 3BL	II	0,58	VII	0,88	V	1,78	VII	5,25	III	0,81	V	1,45
ДТ 3Dα	III	0,75*	VII	2,07*	VI	3,45*	VIII	6,10	IV	0,96*	V	2,09
ДТ 4Aα	—	—	—	—	—	—	—	—	III	0,72	IV	1,32*
ДТ 4BL	—	—	—	—	—	—	—	—	III	0,80	V	1,75
ДТ 5AL	II	0,49	VI	0,35	IV	1,27	VI	1,39*	II	0,64*	V	1,45
ДТ 5BL	—	—	—	—	III	1,06	VII	2,89	III	0,74	V	1,45
ДТ 5DL	—	—	—	—	IV	1,33	VII	3,29	III	0,65	IV	1,35*
ДТ 7AL	—	—	—	—	—	—	—	—	II	0,64*	III	0,97*
ДТ 7BL	—	—	—	—	—	—	—	—	III	0,80	V	1,68
ДТ 7DS	—	—	—	—	—	—	—	—	III	0,78	V	1,62
Контроль	II	0,48	VI	0,59	IV	1,11	VII	4,28	III	0,81	V	1,68
Достоверная разница при P=0,05		0,21		1,01		1,53		1,94		0,15		0,28
												0,90

* Показатель, достоверно отличающийся от контроля.

оси зачаточного колоса, а у ДТ $3D^{\alpha}$ и ДТ $3A^{\alpha}$ уже заканчивалось формирование цветков в колосках. Сокращение времени ранних этапов органогенеза ДТ $3D^{\alpha}$ и ДТ $3A^{\alpha}$ способствовало ускорению их выколашивания (VIII этап органогенеза). В опыте 1976 г. эти линии также отличались более быстрыми темпами развития и только на VII этапе органогенеза при высокой температуре и воздушной засухе они уступали контролю по ростовым показателям колоса. У линий пятой гомеологической группы отмечена некоторая задержка в развитии по сравнению с эуплоидными растениями, но четкой закономерности в поведении этих линий не выявлено.

В других опытах 1975 г. на ранних этапах развития процессы дифференциации и роста конуса нарастания проходили на уровне контрольного варианта. В более поздний период (через 50 дней после появления всходов) у ДТ $5A^L$ и ДТ $5B^L$ они несколько замедлялись. В опыте 1976 г. небольшая задержка в развитии конусов нарастания у ДТ $5A^L$ и ДТ $5D^L$ наблюдалась уже на ранних этапах органогенеза. В последующий период у всех линий с дителоцентрическими хромосомами из пятой гомеологической группы ростовые показатели конуса нарастания по сравнению с контролем были также несколько занижены.

В 1976 г. самыми медленными темпами развития отличалась линия ДТ $7A^L$. Через 35 дней после появления всходов состояние конуса нарастания у ДТ $7A^L$ соответствовало III этапу органогенеза (дифференциация оси зачаточного колоса). Почти во всех остальных вариантах опыта в конусах нарастания уже закладывались цветки (V этап органогенеза). Через 50 дней после появления всходов во всех вариантах опыта колос находился на VII этапе органогенеза. Скорость формирования колоса на этом этапе можно определить по его размерам. Показатели длины свидетельствуют о медленном его росте у ДТ $7A^L$.

Динамика колошения в условиях теплицы (рис. 1) показала, что линия ДТ $3D^{\alpha}$ начала выколашиваться на 7—8 дней раньше, а линия ДТ $5A^L$ — на 4 дня позднее контроля. Разрыв во времени выколашивания у ДТ $3D^{\alpha}$ и ДТ $5A^L$ составил 11—12 дней. Остальные линии занимали промежуточное положение между контролем и ДТ $3D^{\alpha}$.

Подобные закономерности в динамике выколашива-

ния ДТ-линий наблюдались в 1975 г. и в вегетационном опыте (см. рис. 1). Здесь так же, как и в условиях теплицы, наиболее ранние сроки колошения главных стеблей отмечены у линии ДТ 3D α , наиболее поздние — у линий с дителоцентрическими хромосомами пятой гомеологической группы и ДТ 1B L .

В вегетационном опыте 1976 г. VII и VIII этапы органогенеза растений совпали с очень высокой температурой и воздушной засухой. В таких условиях эуплоидные

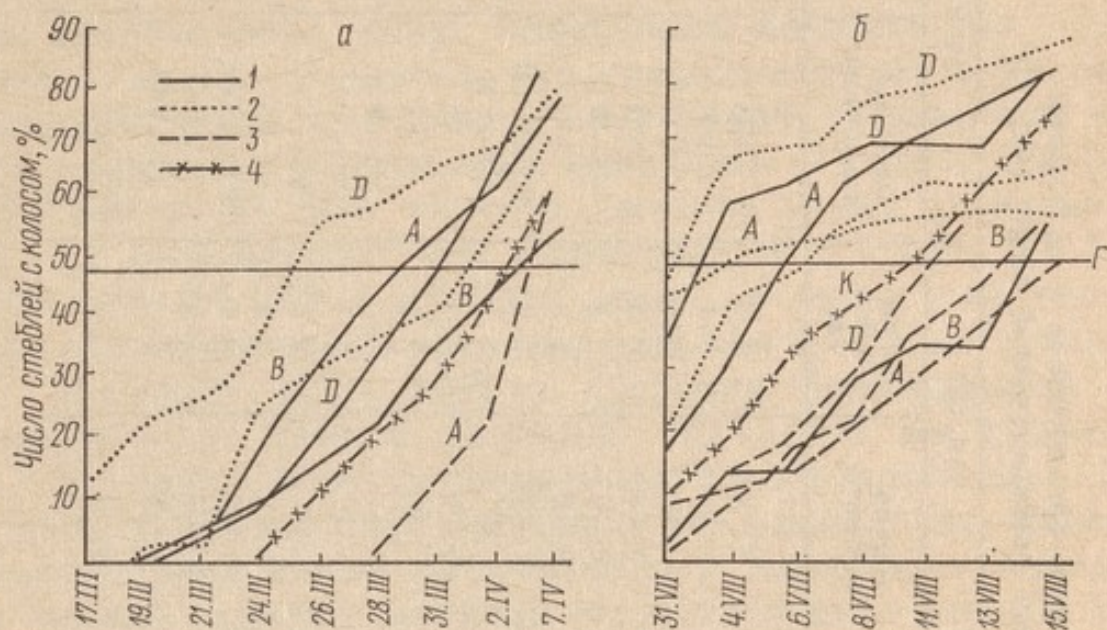


Рис. 1. Динамика выколашивания ДТ-линий яровой пшеницы Чайниз Спринг (1975 г.) в условиях теплицы (а) и вегетационного опыта (б): 1 — первая гомеологическая группа, 2 — третья гомеологическая группа, 3 — пятая гомеологическая группа, 4 — контроль; А, В, D — геномы; Г — 100% главных стеблей с колосом

растения выколосились вместе с линиями ДТ 2A s , ДТ 3A α , ДТ 3D α , ДТ 4B L . Несколько позже (на 2—3 дня) наступил VIII этап у остальных линий. Значительная задержка во времени выколашивания (6—7 дней) наблюдалась у линии ДТ 7A L .

В 1980 г. темпы развития анеуплоидных линий изучали уже в условиях Московской области. В этом опыте состояние конусов нарастания сравнивалось с контролем, начиная со II этапа, через каждые две недели. Из полученных данных (табл. 2) видно, что и в этом опыте линии ДТ 3A α и ДТ 3D α ускоряли свое развитие с ранних этапов органогенеза. Разница по степени дифференциации конуса и его длине была более значительной у ДТ 3D α и мало существенной у ДТ 3A α . IX этап органогенеза (цветение) у ДТ 3D α наступил раньше, чем в кон-

Скорость прохождения этапов органогенеза у ДТ-линий
яровой пшеницы Чайниз Спринг (вегетационный опыт, 1980 г.)

Линия	17. VI		2. VII		14. VII		29. VII		Время цветения (IX этап органогенеза)
	этап ор- ганогенеза	длина конуса, мм	этап ор- ганогенеза	длина конуса, мм	этап ор- ганогенеза	длина конуса, мм	этап ор- ганогенеза	длина конуса, мм	
ДТ 1A ^L	II	0,3	IV	1,3	V-VI	6,5	VII	4,8	3. VIII
ДТ 1B ^L	II	0,3	IV	1,2	V	6,4	VII	5,3	3. VIII
ДТ 1D ^L	II	0,3	III	1,1	V	5,5	VII	4,5	8. VIII
ДТ 2A ^S	II	0,3	IV-V	1,3	V-VI	8,3	VII	4,3	3. VIII
ДТ 3A ^α	II-III	0,4	IV-V	1,5	V-VI	7,8	VI-VII	3,2	3. VIII
ДТ 3B ^L	II	0,3	IV	1,7	IV-V	3,2	VII	3,9	5. VIII
ДТ 3D ^α	III	0,4	V	2,0	V-VI	8,9	VII-VIII	4,7	1. VIII
ДТ 4A ^α	II	0,3	III	0,9	IV	2,1	VI-VII	3,7	8. VIII
ДТ 4B ^L	II	0,3	IV	1,2	IV-V	2,3	VI	0,7	14. VIII
ДТ 5A ^L	II	0,3	III	0,6	V	2,8	VI	0,6	14. VIII
ДТ 5B ^L	II	0,3	—	—	—	—	VI-VII	2,8	10. VIII
ДТ 5D ^L	II	0,25	II-III	0,5	IV	2,1	VI-VII	1,6	14. VIII
ДТ 6A ^α	II	0,3	III	0,8	V	3,8	VI-VII	2,2	8. VIII
ДТ 6D ^L	II	0,3	III	0,8	IV-V	2,4	VI	1,5	12. VIII
ДТ 7A ^L	II-III	0,4	IV	1,5	VI	9,7	VII-VIII	4,4	30. VII
ДТ 7B ^L	II-III	0,4	V	2,7	VI-VII	17,3	VIII	5,9	30. VII
ДТ 7D ^S	II	0,3	III-IV	1,5	V-VI	8,9	VI-VII	2,1	8. VIII
Контроль	II	0,3	IV-V	1,5	V-VI	7,9	VII	4,1	4. VIII

троле, на 3 дня, у ДТ 3A^α — лишь на 1 день. Ускоренные по сравнению с контролем темпы развития и более раннее цветение наблюдались также у ДТ 7A^L и ДТ 7B^L. Интересно, что линия ДТ 7A^L в условиях Минска в 1976 г. имела самую низкую скорость развития. У ДТ 2A^S, ДТ 1A^L, ДТ 1B^L, ДТ 3B^L разницы с контролем по этому показателю не выявлено. IX этап органогенеза у них наступил практически одновременно с контролем.

У линий ДТ 1D^L, ДТ 4A^α, ДТ 5A^L, ДТ 5D^L, ДТ 6A^α и ДТ 6D^L конус нарастания 2 июля находился на III этапе органогенеза, конус нарастания контрольных растений — на IV—V этапах, что свидетельствует о растянутости II этапа у перечисленных линий. В конечном итоге самыми позднеспелыми оказались ДТ 4B^L, ДТ 6D^L, ДТ 5A^L и ДТ 5D^L. Начало цветения у них отмечено на 8—10 дней позднее, чем в контроле. У ДТ 7D^S, ДТ 1D^L, ДТ 4A^α, ДТ 5B^L и ДТ 6A^α этот этап по сравнению с эуплоидными растениями наступил на 4—6 дней позднее.

В опытах 1981—1982 гг. (условия Подмосковья) для определения темпов развития ДТ-линий мы сравнили сроки наступления основных этапов органогенеза у ДТ-линий и эуплоидных растений. По разнице во времени наступления этапов органогенеза у линий по сравнению с сортом судили о влиянии отсутствующего плеча в хромосомах на темпы развития растений. Момент наступления этапа органогенеза определяли путем непрерывных микроскопических наблюдений за состоянием конусов нарастания. Пробы отбирали через каждые два дня.

1981 и 1982 годы сильно отличались по погодным условиям, что дало нам возможность еще раз проследить влияние внешних условий на особенности органогенеза у ДТ-линий. В 1981 г. в течение всего вегетационного периода стояла жаркая, сухая погода. 1982 г. характеризовался умеренными, а на первых этапах развития растений пониженными температурами. Влажность почвы на опытном участке поддерживалась в оптимуме с помощью поливов.

Результаты исследований за 1981 г. представлены на рис. 2, где показаны отклонения во времени наступления основных этапов органогенеза у линий по сравнению с контролем: III этапа, что дает возможность судить о продолжительности I и II этапов, когда закладывается вегетативная сфера растений; V — начала дифференциации органов цветка; VIII — времени выколашивания,

по которому можно косвенно судить о длине вегетационного периода растений. Отсутствие плеча почти во всех хромосомах у ДТ-линий уже на самых ранних этапах органогенеза вызывает отклонения от контроля (сорта) в скорости развития растений. Они происходят и в сторону ускорения, и в сторону замедления развития. Так, при отсутствии плеча в хромосомах 1A, 1B, 2A, 3A, 7D III этап органогенеза наступает быстрее, в хромосомах

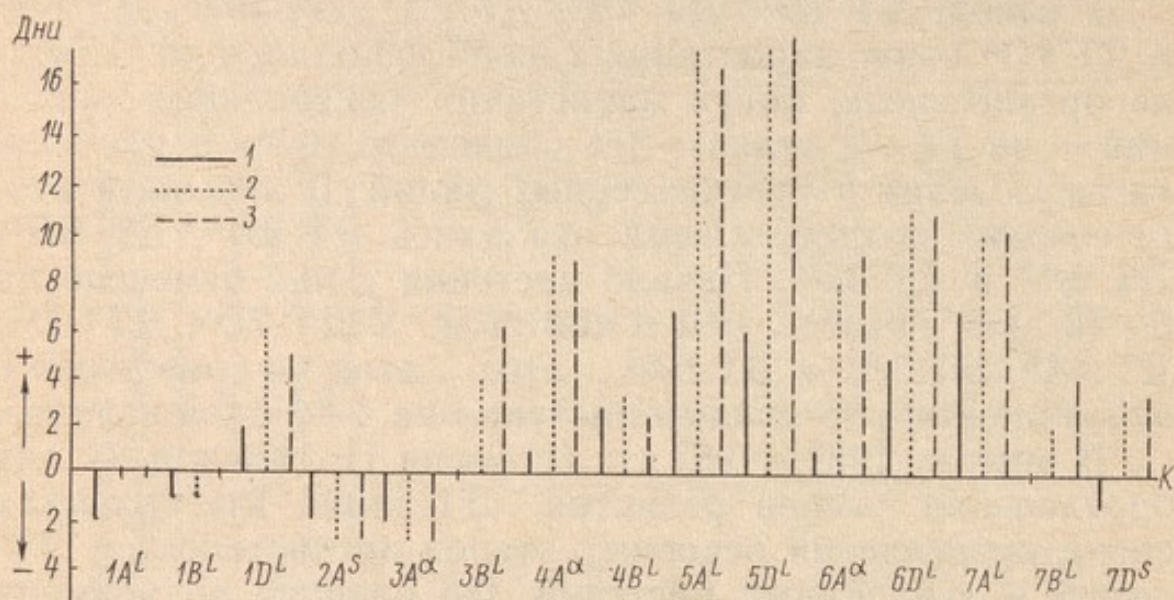


Рис. 2. Темпы прохождения этапов органогенеза у ДТ-линий по сравнению с контролем (1981 г.). Начало этапов: 1 — третьего, 2 — пятого, 3 — восьмого, К — контроль

четвертой, пятой, шестой гомеологичных групп и хромосоме 7A — позднее, чем в контроле. Только у двух хромосом — 3B и 7B — отсутствие плеча не оказывало влияния на время наступления III этапа у соответствующих ДТ-линий.

Таким образом, почти все хромосомы контролируют время наступления III, а следовательно, и продолжительность I и II этапов органогенеза. Однако эффект, связанный с утратой плеча в хромосомах, неодинаков. У линий первой гомеологичной группы, ДТ 2A^S, ДТ 3A^α, ДТ 4A^α, ДТ 6A^α и ДТ 7D^S отклонения от контроля во времени наступления III этапа составляли только 1—2 дня. Такую разницу можно считать несущественной. Вместе с тем отсутствие плеча в некоторых хромосомах значительно сдвигает сроки наступления этого этапа. Так, у линий с дителоцентрическими хромосомами 5A, 5D, 6D и 7A переход к III этапу происходит на 5—7 дней позднее, чем в контроле. К V этапу этот разрыв во вре-

мени увеличивается, что свидетельствует о влиянии недостатка плеча в хромосомах на продолжительность III и IV этапов. Кроме ДТ $1A^L$ и ДТ $1B^L$, по существу не отличающихся от контроля, и ДТ $2A^S$ и ДТ $3A^\alpha$, у которых начало V этапа отмечено на 3 дня раньше, чем у эуплоидных растений, у всех линий отсутствие плеча в хромосомах приводило к задержке наступления этапа органогенеза. Наибольшим отставанием (на 16—17 дней)

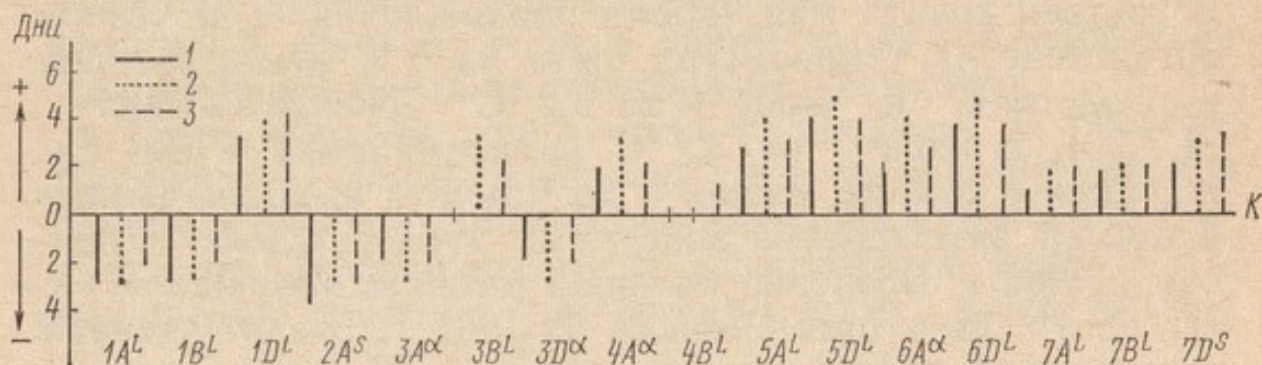


Рис. 3. Темпы прохождения этапов органогенеза у ДТ-линий по сравнению с контролем (1982 г.). Обозначения те же, что на рис. 2

в развитии характеризовались на этом этапе линии ДТ $5A^L$ и ДТ $5D^L$. К началу выколашивания (VIII этап) отклонения между линиями и контролем оставались на том же уровне, как и в начале V этапа.

Таким образом, в условиях 1981 г. изменения в темпах развития растений, связанные с отсутствием плеча в определенных хромосомах, наблюдались до начала V этапа. Максимальные отклонения у линий от контроля составляли на этом этапе 16—17 дней.

В 1982 г. (рис. 3) темпы прохождения этапов органогенеза у линий также отличались от таковых у сорта. Эффект недостатка плеча в хромосомах проявлялся, как и в 1981 г., на ранних этапах органогенеза. На 1 день смещалось время наступления III этапа органогенеза у ДТ $7A^L$, на 2 — у ДТ $3A^\alpha$, ДТ $3D^\alpha$, ДТ $4A^\alpha$, ДТ $6A^\alpha$, ДТ $7B^L$ и ДТ $7D^S$, на 3 — у линий первой гомеологической группы, ДТ $5A^L$ и на 4 дня — у линий ДТ $2A^S$, ДТ $5D^L$, ДТ $6D^L$. Причем у линий ДТ $1A^L$, ДТ $1B^L$, ДТ $2A^S$, ДТ $3A^\alpha$ и ДТ $3D^\alpha$ наблюдалось ускорение, а у остальных линий — задержка наступления этого этапа. К началу III этапа все отклонения оставались на прежнем уровне и на последующих этапах разницы в темпах развития у линий по сравнению с контролем не наблюдалось.

Как видно, в ходе органогенеза растений наблюдались значительные различия по годам. Во-первых, кри-

тические хромосомы в 1981 г. выделялись до начала V, а в 1982 г. — только до начала III этапов органогенеза. Во-вторых, максимальное отклонение от контроля во времени выколашивания в 1981 г. равнялось 16 дням (линия ДТ 5D^L), а в 1982 г. — только 4 дням (линии ДТ 5D^L и ДТ 6D^L).

1981 год был очень жарким. Температура воздуха в мае на 1,3 °С превышала среднюю многолетнюю. В третьей декаде мая (время прохождения I—II этапов органогенеза) температура была на 5 °С выше средней многолетней, в июне — на 4,2 °С (максимальная — 31,7 °С), в июле — на 3,7 °С (максимальная — 34,6 °С). Начиная с ранних этапов и до момента выколашивания растений, температура воздуха в 1981 г. была выше, чем в 1982 г. Особенно большая разница наблюдалась с III по IV этап органогенеза. В 1981 г. среднесуточная температура периода посев — начало III этапа составила 16,2 °С, на III—IV этапах — 21,6 °С, на V—VIII — 20,4 °С, в 1982 г. — соответственно 12,3 °С, 14,9 °С и 18,8 °С. Очевидно, более сильный и продолжительный эффект недостающего плеча в хромосомах, наблюдающийся на определенных этапах органогенеза, в 1981 г. связан с экстремальными температурами в эти периоды. Не исключено влияние и других факторов, особенно инсоляции.

Так как роль генетического фактора по-разному проявляется в зависимости от сложившихся температурных условий, целесообразно проведение специального опыта по генетическому контролю темпов развития растений в факторостатных условиях. У нас такой возможности не было, поэтому, пользуясь обычным холодильником, мы провели небольшой опыт по воздействию низких положительных температур, близких к нулю, на I этапе развития растений (наклюнувшиеся семена). Срок выдержки при низких температурах — 20 дней. Контролем служили семена, наклюнувшиеся при комнатной температуре.

Из табл. 3 видно, что как контроль, так и ДТ-линии, выдержанные при низких температурах, ускоряли выколашивание, кроме двух линий (ДТ 7B^L и ДТ 7D^S), у которых наблюдалась незначительная задержка в развитии. Большинство ДТ-линий по времени выколашивания мало отличались от контроля. Заметно быстрее выколашивались ДТ 6D^L и ДТ 7A^L, но особенно чувствительны-

ми к низким температурам на I этапе органогенеза оказались ДТ 5A^L и ДТ 5D^L. Действие низких температур ускорило появление колоса у них на 22—25 дней (в контроле на 7 дней). В литературе (Boyd, Singh, 1973; Halloran, Boydell, 1976) имеются сведения о том, что в хромосомах 5A и 5D находятся гены озимости. В нашем опыте выдерживание наклюнувшихся семян при температурах, близких к нулю, можно считать приемом яровизации и, видимо, на него линии пятой гомеологической группы отреагировали ускоренным развитием.

Таким образом, многолетние наблюдения за темпами развития ДТ-линий показали, что органогенез яровой пшеницы Чайниз Спринг контролируется многими хромосомами. В зависимости от сложившихся условий выращивания растений критическим может быть различ-

Таблица 3

Изменение времени выколашивания у дителосомных линий после воздействия низкой температурой на I этапе органогенеза

Линия	Дата выколашивания		Отклонение опытных вариантов от контроля, дни
	контроль	после воздействия низкой температурой	
ДТ 1A ^L	10.VII	6.VII	—4
ДТ 1B ^L	10.VII	6.VII	—4
ДТ 1D ^L	15.VII	11.VII	—4
ДТ 2A ^S	7.VII	3.VII	—4
ДТ 3A ^α	7.VII	4.VII	—3
ДТ 3B ^L	15.VII	8.VII	—7
ДТ 4A ^α	19.VII	16.VII	—3
ДТ 4B ^L	12.VII	10.VII	—2
ДТ 5A ^L	25.VII	3.VII	—22
ДТ 5D ^L	2.VII	1.VII	—25
ДТ 6A ^α	19.VII	15.VII	—4
ДТ 6D ^L	21.VII	12.VII	—9
ДТ 7A ^L	20.VII	8.VII	—12
ДТ 7B ^L	14.VII	15.VII	+1
ДТ 7D ^S	13.VII	15.VII	+2
Контроль	10.VII	3.VII	—7

ное число хромосом. Так, и в 1975, и 1976 годах установлено ускорение темпов развития растений, обусловленное хромосомами 3A и 3D. Небольшая задержка в развитии в 1976 г. связана с хромосомами 5A и 5D и более значительная — с 7A. В 1980 г. ускорялись темпы развития при отсутствии плеча в хромосомах 3A, 3D, 7A и 7B и замедлялись — при недостатке плеча в 1D, 4A, 4B, 5A, 5D, 6A и 6D.

В 1981 г. незначительное ускорение темпов развития наблюдалось у линий ДТ 1A^L и ДТ 1B^L, несколько более высокие темпы были у линий ДТ 2A^S и ДТ 3A^α. Дителоцентрическое состояние всех остальных хромосом привело к задержке в развитии растений. В 1982 г. ускорение темпов развития растений определялось хромосомами 1A, 1B, 2A, 3A, 3D, остальные хромосомы, кроме 4A, вызывали замедление в прохождении этапов органогенеза у соответствующих линий.

В зависимости от условий выращивания растений изменяется не только число хромосом, участвующих в контроле за органогенезом, но и направленность действия некоторых из них (ускорение или замедление темпов развития у линий по отношению к контролю). Так, отсутствие плеча в хромосоме 7A во всех опытах способствовало замедлению темпов развития растений, а в вегетационном опыте 1980 г. наоборот. Однако можно выделить хромосомы, направленность влияния которых проявляется независимо от условий выращивания растений. Может изменяться только степень проявления реакции растений на отсутствие плеча в этих хромосомах. К ним относятся 3A и 3D, всегда ускоряющие темпы развития растений, и 5A, 5D, 6D, замедляющие их.

Разница в темпах развития у ДТ-линий и эуплоидных растений объясняется изменением продолжительности самых ранних этапов органогенеза. Однако опыт 1981 г. показал, что при высокой температуре, которую можно считать экстремальной, влияние отдельных хромосом на темпы развития может проявляться и на более поздних (III—IV) этапах органогенеза.

Фотопериодическая чувствительность у яровой пшеницы Чайниз Спринг

Яровая пшеница по отношению к фотопериоду является типичным длиннодневным растением. Вместе с тем имеются сведения о различной фотопериодической

чувствительности ее сортов (Лелли, 1980). В некоторых работах (Boyd, Singh, 1973; Halloran, Boydell, 1967; Pirasteh, Welsh, 1975 и др.) сообщается о применении моносомного анализа или замещенных линий для изучения влияния отдельных хромосом на фотопериод. Мы попытались выяснить, в какой степени отсутствие определенного плеча в хромосомах оказывает влияние на чувствительность растений к изменению фотопериода.

В условиях вегетационного опыта в течение 2 лет (1981—1982 гг.) исследовалась реакция на длину дня у набора ДТ-линий (по стандартному плечу) яровой пшеницы Чайниз Спринг. В качестве контроля использовалась эуплоидная форма этого сорта. С момента появления всходов растения выращивали при двух режимах: естественном, длинном дне и искусственно укороченном, 12-часовом дне. При коротком дне растения 8 ч находились на естественном освещении и 4 ч в фотопериодической камере под лампами дневного света. Досвечивание в фотопериодической камере проводилось в вечерние часы суток. Повторность опыта четырехкратная. В каждом сосуде емкостью 8 кг почвы выращивали по 10 растений. Влияние недостатка плеча в хромосомах на чувствительность растений к изменению фотопериода определяли путем сравнения разницы в сроках колошения при длинном и коротком днях у линий по сравнению с этой разницей в контроле.

Результаты исследований (табл. 4) показали, что сорт Чайниз Спринг и ДТ-линии быстрее выколашиваются при длинном дне. В 1981 г. календарные сроки выколашивания у линий при этом фотопериоде приходились на 21—30 июля, в 1982 г. — 15—25 июля; при коротком дне в 1981 г. — на 18 августа — 15 сентября, в 1982 г. — 9 августа — 6 сентября. И в 1981 г., и в 1982 г. при длинном дне контрольные растения выколашивались раньше линий или одновременно с некоторыми из них.

ДТ-линии имели различные сроки колошения. В 1981 г. линии первой гомеологической группы — ДТ 2A^s, ДТ 3A^α, ДТ 3D^α, ДТ 5B^L, ДТ 7B^L — выколашивались практически одновременно с контролем. Остальные отставали в развитии от эуплоидных растений на 4—9 дней. Более позднеспелые из них — ДТ 4A^α, ДТ 4B^L, ДТ 5A^L, ДТ 5D^L, ДТ 6A^α, ДТ 6D^L и ДТ 7A^L. В 1982 г. линии ДТ 1A^L, ДТ 1B^L, ДТ 2A^s, ДТ 3A^α, ДТ

Реакция ДТ-линий яровой пшеницы Чайниз Спринг на фотопериод

Линия	1981 г.					1982 г.				
	дата колошения при длин- ном дне	отклонение от конт- роля, дни	дата колошения при корот- ком дне	разница во времени колошения при длин- ном и коротком днях		дата ко- лошения при коротком дне	откло- нение от контро- ля, дни	разница во времени колошения при длин- ном и коротком днях		
				количест- во дней	отклонение от контро- ля, дни			количест- во дней	отклонение от контро- ля, дни	
ДТ 1A ^L	22. VII	+1	18. VIII	27	-11	15. VII	0	33	-4	
ДТ 1B ^L	22. VII	+1	18. VIII	27	-11	15. VII	0	40	+3	
ДТ 1D ^L	22. VII	+1	7. IX	47	+9	19. VII	+4	33	-4	
ДТ 2A ^S	22. VII	+1	21. VIII	30	-8	15. VII	0	35	-2	
ДТ 3A ^α	23. VII	+2	25. VIII	33	-5	15. VII	0	42	+5	
ДТ 3B ^L	25. VII	+3	3. IX	40	+2	19. VII	+4	37	0	
ДТ 3D ^L	22. VII	+1	25. VIII	34	-4	15. VII	0	32	-5	
ДТ 4A ^α	30. VII	+9	6. IX	38	0	20. VII	+5	40	+3	
ДТ 4B ^L	28. VII	+7	12. IX	46	+8	15. VII	0	53	+16	
ДТ 5A ^L	30. VII	+9	15. IX	47	+9	22. VII	+7	29	-8	
ДТ 5B ^L	22. VII	+1	8. IX	48	+10	—	—	—	—	
ДТ 5D ^L	30. VII	+9	15. IX	47	+9	25. VII	+10	30	-7	
ДТ 6A ^α	27. VII	+6	6. IX	41	+3	20. VII	+5	42	+5	
ДТ 6D ^L	29. VII	+8	9. IX	43	+5	22. VII	+7	34	-5	
ДТ 7A ^L	28. VII	+7	15. IX	49	+11	20. VII	+5	20	-17	
ДТ 7B ^L	22. VII	+1	3. IX	43	+5	15. VII	0	25	-12	
ДТ 7D ^S	25. VII	+4	4. IX	41	+3	18. VII	+3	34	-3	
Контроль	21. VII	—	28. VIII	38	—	15. VII	—	37	—	

3D^α, ДТ 4B^L и ДТ 7B^L выколашивались одновременно с контролем. На 3—4 дня отставали в развитии ДТ 1D^L, ДТ 3B^L, ДТ 7D^s, на 5—7 дней — ДТ 4A^α, ДТ 5A^L, ДТ 6A^α, ДТ 6D^L и ДТ 7A^L. Позднее всех выколосилась линия ДТ 5D^L (разница с контролем — 10 дней).

Таким образом, по данным 2-летних исследований, все анеуплоидные линии при длинном фотопериоде в порядке увеличения позднеспелости можно расположить следующим образом: ДТ 1A^L, ДТ 1B^L, ДТ 2A^s, ДТ 3D^α, ДТ 7B^L, ДТ 3A^α, ДТ 3B^L, ДТ 7D^s, ДТ 7A^L, ДТ 6A^α, ДТ 4A^α, ДТ 5A^L, ДТ 6D^L, ДТ 5D^L. При рассмотрении этого ряда видно, что задержка сроков колошения характерна в основном для линий, имеющих более высокий порядковый номер гомеологической группы. При длинном дне отклонения от контроля во времени выколашивания по годам у линий сравнительно стабильны, исключая линию ДТ 4B^L, у которой в 1981 г. наблюдалась значительная задержка в развитии, а в 1982 г. время ее выколашивания совпало с контролем. Некоторая неустойчивость по годам в сроках колошения по сравнению с контролем прослеживалась у линии ДТ 1D^L.

При коротком 12-часовом дне у сорта Чайниз Спринг и всех ДТ-линий сильно задерживались сроки колошения, т. е. и эуплоидные и анеуплоидные растения оказались чувствительными к изменению продолжительности дня. Поэтому чувствительность дителосомных линий к фотопериоду можно рассматривать только относительно чувствительности самого сорта Чайниз Спринг. Сравнение разницы в сроках колошения растений при длинном и коротком днях у каждой линии с такой же разницей в контроле показывает неодинаковую степень чувствительности линий к фотопериоду. По результатам 1981 г. можно выделить группу линий с более ранними по сравнению с контролем сроками колошения. У ДТ 1A^L и ДТ 1B^L эта разница при длинном и коротком дне меньше, чем в контроле, на 11 дней, у ДТ 2A^s, ДТ 3A^α и ДТ 3D^α — соответственно на 8,5 и 4 дня. Можно считать, что отсутствие плеча в хромосомах 1A, 1B, 2A, 3A и 3D в определенной мере снижает чувствительность растений к фотопериоду.

Из литературных источников известно (Образцов, 1969), что степень фотопериодической реакции связана с генетически обусловливаемой скороспелостью расте-

ний. Скороспелые сорта реагируют на длину дня в меньшей степени, чем позднеспелые. В нашем опыте линии с меньшей чувствительностью к фотопериоду при длинном дне также выколашивались значительно быстрее по сравнению с остальными дителосомиками. Несколько не соответствует этой закономерности поведение ДТ 1D^L. Скороспелая при длинном дне, она оказалась довольно чувствительной к изменению фотопериода.

У другой группы линий разница в сроках колошения при длинном и коротком днях оказалась больше, чем в контроле. У ДТ 3B^L, ДТ 6A^α и ДТ 7D^s разница во времени колошения между длинным и коротким днями по сравнению с такой же разницей в контроле составляла только 2—3 дня, у остальных линий — от 5 до 10 дней. В порядке возрастающей чувствительности к фотопериоду линии можно расположить следующим образом: ДТ 3B^L, ДТ 6A^α, ДТ 7D^s, ДТ 6D^L, ДТ 7B^L, ДТ 4B^L, ДТ 1D^L, ДТ 5A^L, ДТ 5D^L, ДТ 5B^L и ДТ 7A^L. Будучи в различной степени позднеспелыми по отношению к контролю при длинном дне, эти линии задерживали сроки выколашивания и при коротком.

Итак, можно считать, что в опыте 1981 г. отсутствие плеча в хромосомах 1A, 1B, 2A, 3A и 3D приводило к снижению, а в хромосомах 3B, 6A, 7D, 6D, 7B, 4B, 1D, 5A, 5D, 5B и 7A — к повышению чувствительности к фотопериодическому воздействию. Никакого влияния на чувствительность растений к фотопериоду не оказывало отсутствие плеча только в хромосоме 4A.

В 1982 г. по сравнению с 1981 г. поведение линий при коротком дне резко изменилось. В основном это выразилось в снижении чувствительности их к изменению фотопериода. Если в 1981 г. выделилось 5 линий с чувствительностью к короткому дню меньшей, чем у эуплоидных растений, то в 1982 г. с такой реакцией насчитывалось уже 10 линий, причем особенно сильно снизилась чувствительность у ДТ 7A^L и ДТ 7B^L. Существенное падение чувствительности отмечено также у ДТ 5A^L и ДТ 5D^L. При сравнении результатов 1981 и 1982 годов видно, что в 1982 г. менее чувствительными оказались преимущественно те линии, которые в 1981 г. отличались сравнительно высокой чувствительностью к фотопериоду. Таким образом, у одних и тех же линий по годам изменялась степень проявления чувствительности к фотопериоду, а в связи с этим часто и направленность

самой реакции (линия один год могла быть чувствительнее к фотопериодическому воздействию, чем контроль, другой год наоборот). Одинаковая направленность реакции на фотопериод оба года наблюдалась только у ДТ 1A^L, ДТ 2A^S, ДТ 3D^α, ДТ 4B^L, ДТ 6A^α. У остальных по этому показателю стабильности по годам не обнаружено.

Вероятно, такое нестабильное поведение линий связано с их одновременной реакцией на изменение 2 факторов — длины дня и температуры. Из литературных источников известно, что фотопериодическая и температурная регуляция цветения находятся в тесном взаимодействии (Gries, Stearns, Caldwell, 1956; Mc. Kinney, Sando, 1935). Среднесуточная температура в 1981 г. по этапам органогенеза превышала установленный для роста и развития яровой пшеницы оптимум, в то время как в 1982 г. она находилась в пределах оптимума или ниже его.

Следовательно, на фоне естественного, длинного дня при отсутствии плеча в хромосомах 4A, 5A, 5D, 6A, 6D, 7A у яровой пшеницы Чайниз Спринг существенно удлиняется период всходы — колошение у растений. При сокращении продолжительности дня до 12 ч у сорта Чайниз Спринг и всех дителосомных линий сроки колошения сильно задерживаются. Потеря плеча в хромосомах приводит к различной чувствительности растений к короткому фотопериоду. Степень чувствительности некоторых ДТ-линий и направленность их реакции на фотопериод изменяются по годам, что, видимо, связано не только с влиянием фотопериода, но и других экологических факторов, особенно температуры.

Некоторые показатели роста дителоцентрических линий яровой пшеницы Чайниз Спринг

Высота главного стебля. Важным достижением современной селекции является получение короткостебельных сортов, в связи с чем генетический контроль высоты стебля стал предметом многих исследований.

Впервые влияние хромосом на высоту стебля пшеницы было показано Сирсом при использовании нуллисомиков (Sears, 1957). Шестнадцать нуллисомиков, принадлежащих к первой, второй, третьей, четвертой, шес-

той гомеологичным группам, и нуллисомная линия 5B имели укороченный стебель. В настоящее время из имеющихся по этому вопросу литературных источников известно, что почти все хромосомы в различной степени влияют на высоту стебля (Hurd et al., 1958; Allan et al., 1963; Hermesen, 1963; Kuspira, Unrau, 1957; Bhowal, 1970; Sharma, Bhowal, 1973; Baier et al., 1974; Майстренко, Черных, 1973; Хотылева и др., 1977; Дыленок, Яцевич, 1978 и др.). В сводке Р. Морриса (цит. по Лелли, 1980) приводятся данные анеуплоидного анализа за 1962—1977 гг., из которых следует, что длина соломины контролируется генами, находящимися в 17 хромосомах. В генетическом контроле этого признака полностью участвуют хромосомы из второй, третьей, четвертой, пятой гомеологичных групп. Из первой гомеологичной группы этот признак контролируют хромосомы 1A и 1B, из шестой — 6A, седьмой — 7A и 7B.

Все авторы отмечают, что по признаку высота стебля наблюдается большая ненаследственная изменчивость, обусловленная местом возделывания или меняющимися погодными условиями. Данные наших исследований с использованием ДТ-линий (табл. 5, 6) показали, что, действительно, конечные показатели высоты стебля сильно зависят от условий выращивания. Так, у эуплоидных растений высота стебля в различные годы и в разных опытах (вегетационные, мелкоделяночные) колебалась от 47,7 до 192 см, причем на мелких делянках с поливом она изменялась по годам очень незначительно (от 97,4 до 102 см). В вегетационных опытах, где в момент усиленного роста стебля корневая система уже стеснена объемом сосудов, т. е. в условиях, более неблагоприятных по сравнению с мелкоделяночными опытами, показатели высоты стебля варьировали в больших пределах (от 47,7 и 78,7 см). Такая же изменчивость наблюдалась и у ДТ-линий.

Сравнение высоты стебля у линий с сортом Чайниз Спринг показывает, что дителоцентрическое состояние хромосом у всех изучаемых линий приводит к ее изменению. Недостаток плеча в хромосомах в основном снижал показатели роста стебля. У ДТ-линий — 1A^L, 1B^L, 1D^L, 2A^S и 3B^L — отрицательный эффект недостающего плеча проявлялся во все годы. У остальных в отдельные годы высота стебля была несколько больше, чем у эуплоидных растений. Увеличение ее по сравнению с кон-

Высота главного стебля у ДТ-линий яровой пшеницы Чайниз Спринг (1975—1978 гг.) Таблица 5

Линия	Вегетационный опыт				Мелкоделяночный опыт			
	1975 г.		1976 г.		1977 г.		1978 г.	
	высота стебля, см	отклоне- ние от контро- ля	высота стебля, см	отклоне- ние от контро- ля	высота стебля, см	отклоне- ние от контро- ля	ранний посев	
							высота стебля, см	отклонение от контро- ля
ДТ 1AL	71,9	-6,8	62,0	-2,9	90,6	-11,4*	87,3	-10,1*
ДТ 1BL	74,8	-3,9	63,5	-1,4	85,7	-16,3*	83,5	-13,9*
ДТ 1DL	65,8	-12,9*	62,8	-2,1	86,0	-16,0*	78,8	-18,6*
ДТ 2AS	61,5	-17,2*	57,6	-7,3*	90,1	-11,9*	92,5	-4,9
ДТ 3Aα	74,2	-4,5	63,3	-1,6	88,1	-14,0*	92,6	-4,8
ДТ 3BL	63,8	-14,9*	61,2	-3,7	78,3	-23,7*	88,1	-9,3*
ДТ 3Dα	73,1	-5,6	66,0	+1,1	82,6	-19,4*	96,5	-0,9
ДТ 4Aα	—	—	72,1	+7,2*	86,7	-15,3*	97,9	+0,5
ДТ 4BL	80,7	+2,0	72,2	+7,3*	92,6	-9,4*	83,6*	-13,8*
ДТ 5AL	71,1	-7,6	62,1	-2,8	89,8	-12,2*	86,8	-10,6*
ДТ 5BL	73,5	-5,2	64,9	0,0	90,9	-11,1*	83,9	-13,5*
ДТ 5DL	78,0	-0,7	64,0	-0,9	95,0	-7,0*	85,6	11,8*
ДТ 6Aα	—	—	—	—	—	—	—	—
ДТ 6DL	—	—	—	—	—	—	—	—
ДТ 7AL	79,0	+0,3	64,2	-0,7	87,5	-14,5*	91,6	-5,8
ДТ 7BL	80,2	+1,5	63,4	-1,5	86,3	-15,7*	91,4	-6,0
ДТ 7DS	74,7	-4,0	61,7	-3,2	81,7	-20,3*	94,8	-2,6
ДТ 7DL	78,7	—	64,9	—	102,0	—	99,6	+2,2
Контроль								
Достовер- ная разни- ца при P=		9,4		6,7		4,7		7,4
=0,05								
								8,0

* Показатель, достоверно отличающийся от контроля.

Таблица 6

Высота главного стебля у ДТ-линий яровой пшеницы Чайниз Спринг (1980—1982 гг.)

Линия	1980 г.				1981 г.				1982 г.			
	вегетационный опыт		мелкоделяночный опыт		вегетационный опыт		мелкоделяночный опыт		вегетационный опыт		мелкоделяночный опыт	
	высота стебля, см	отклонение от контроля	высота стебля, см	отклонение от контроля	высота стебля, см	отклонение от контроля	высота стебля, см	отклонение от контроля	высота стебля, см	отклонение от контроля	высота стебля, см	отклонение от контроля
ДТ 1AL	60,8	-9,5*	87,7	-11,3*	47,0	-0,7	66,6	-7,7*				
ДТ 1BL	53,0	-17,3*	78,8	-20,2*	42,1	-5,6*	61,6	-12,7*				
ДТ 1DL	59,3	-11,0*	77,3	-21,7*	45,5	-2,2	70,4	-3,9*				
ДТ 2AS	62,8	-7,5*	86,3	-12,7*	44,2	-3,6*	68,9	-5,4*				
ДТ 3Aα	58,3	-12,0*	93,9	-5,1	40,6	-7,1*	70,1	-4,2*				
ДТ 3BL	52,9	-17,4*	71,4	-27,6*	33,3	-14,4	64,4	-9,9*				
ДТ 3Dα	51,4	-18,9	—	—	—	—	—	—				
ДТ 4Aα	60,6	-9,7*	89,4	-9,6	42,3	-5,4	75,1	+0,8				
ДТ 4BL	45,4	-24,9*	87,9	-11,1*	40,6	-7,1*	64,3	-10,0*				
ДТ 5AL	65,3	-5,0*	69,2	-29,8*	37,2	-10,6*	74,7	+0,4				
ДТ 5BL	68,8	-1,4	—	—	43,3	-4,4*	—	—				
ДТ 5DL	65,4	-4,9*	71,8	-27,2*	42,0	-5,7*	76,2	+1,9				
ДТ 6Aα	71,6	+1,3	79,8	-19,2*	42,7	-5,0*	75,7	+1,4				
ДТ 6DL	66,2	-4,1	73,7	-25,3*	43,6	-4,1*	73,3	-1,0				
ДТ 7AL	58,7	-11,6*	72,0	-27,0*	40,4	-7,3*	68,0	-6,3*				
ДТ 7BL	55,4	-14,9*	80,1	-18,9*	39,8	-7,9*	65,6	-8,7*				
ДТ 7DS	56,1	-14,2*	89,3	-9,7*	46,1	-1,6	76,4	+2,1				
Контроль	70,3		99,0		47,7		74,3					
Достоверная разница при P=0,05		4,2		9,0		3,3						3,7

* Показатель, достоверно отличающийся от контроля.

тролем наблюдалось в 1975 и 1976 годах у 3 линий, в 1978 г. при раннем сроке посева — у 2, при позднем сроке в этом же году — у 6, в 1980 г. — у 1, в 1982 г. — у 6 линий. В мелкоделяночном и вегетационном опыте 1977 г., а также в мелкоделяночном и вегетационном опытах 1981 г. у всех ДТ-линий высота стебля была ниже, чем в контроле.

Таким образом, можно отметить лишь отдельные случаи, когда высота стебля у ДТ-линий превышала этот показатель в контроле. Достоверное же превышение высоты стебля наблюдалось у ДТ 4A^α и ДТ 4B^L в 1976 г. и у ДТ 5B^L при позднем сроке посева в 1978 г. Сила проявления отрицательного эффекта не отличалась стабильностью. В 1975 г. достоверно ниже контроля имели высоту стебля ДТ 1D^L, ДТ 2A^S и ДТ 3B^L, в 1976 г. — ДТ 2A^S, в 1977 г. все линии характеризовались достоверно более низким стеблем, чем эуплоидные растения. В 1978 г. при раннем сроке посева достоверно ниже контроля были линии первой гомеологической группы, ДТ 3B^L, ДТ 4B^L и линии пятой гомеологической группы, в 1980 г. — все линии, кроме ДТ 5B^L, ДТ 6A^α, ДТ 6D^L, в 1981 г. (мелкоделяночный опыт) — все линии, кроме ДТ 3A^α, в 1981 г. (вегетационный опыт) — все линии, за исключением ДТ 1A^L, ДТ 1D^L и ДТ 7D^L. В 1982 г. только линии ДТ 4A^α, ДТ 5A^L, ДТ 5D^L, ДТ 6A^α, ДТ 6D^L и ДТ 7D^S достоверно не отличались по высоте стебля от эуплоидной формы. Самый сильный отрицательный эффект наблюдался при недостатке короткого плеча в хромосоме 3B.

Следовательно, отсутствие плеча в любой из хромосом, как правило, снижает высоту стебля растений яровой пшеницы Чайниз Спринг. Степень снижения этого показателя зависит от взаимодействия генетического фактора с условиями произрастания растений. Тот факт, что все хромосомы из изучаемого набора в известной степени контролируют признак высота стебля, объясняется, вероятно, тем, что сам рост является сложным интегральным физиологическим процессом. Снижение высоты стебля у всех ДТ-линий, видимо, связано не только с потерей плеча в хромосомах, но и с нарушениями взаимосвязей между ними.

Длина пластинки флагового листа. Общеизвестно, что в период формирования и налива зерна пластические вещества к колосу поступают из двух верхних ли-

стьев, особенно флагового листа. Его размеры обычно положительно коррелируют с конечной продуктивностью растения. Продуктивность колоса может быть связана не только с размерами верхних листьев, с их расположением по отношению к стеблю, но и с листовым индексом пластинки (отношение длины пластинки к ее ширине). Поэтому генетический контроль параметров листовой пластинки верхнего листа представляет большой интерес, и прежде всего для селекции.

В зависимости от погодных условий в значительной степени варьирует длина и ширина листовых пластинок. Н. И. Федоров (1980) на примере саратовских пшениц показал, что в большей степени изменяются линейные параметры листьев верхнего яруса, чем нижнего.

Длина пластинки флагового листа у ДТ-линий и сорта Чайниз Спринг в наших опытах (табл. 7) также сильно колебалась при изменении погодных условий и условий произрастания (вегетационные и мелкоделяночные опыты). Так, у сорта Чайниз Спринг в мелкоделяночных опытах 1976 г. длина листовой пластинки равнялась 18,3 см, в 1978 г. — 17,7, а в 1981 г. — только 14,1 см, т. е. была почти в 2 раза меньше, чем в предыдущем году. В 1976 г. в мелкоделяночном опыте длина листовой пластинки в контроле составляла 18,3 см, а в вегетационном опыте — лишь 10,1 см.

Такая же закономерность наблюдалась и у ДТ-линий. Отношение длины пластинки у линий к этому показателю в контроле неустойчиво по годам. Вместе с тем можно выделить 2 группы линий, у которых длина пластинки ежегодно изменялась по отношению к контролю однонаправленно. У первой группы линий — ДТ 1A^L, ДТ 4A^α, ДТ 4B^L — длина листовой пластинки ежегодно превышала этот показатель в контроле. У ДТ 1A^L отклонение от контроля по годам колебалось от 0,7 до 7,1 см, у ДТ 4A^α — от 0,8 до 6,5 см, у ДТ 4B^L — от 0,7 до 3,9 см. Длина пластинки флагового листа у ДТ 1A^L и ДТ 4A^α была достоверно больше, чем в контроле, в трех опытах из пяти. У ДТ 4B^L разница во всех опытах, за исключением вегетационного 1976 г. и мелкоделяночного 1981 г., была значительной, но недостоверной.

У второй группы линий — ДТ 7A^L и ДТ 7B^L — во всех вариантах пластинка флагового листа была короче, чем в контроле. Разница по сравнению с контролем по годам колебалась у ДТ 7A^L в пределах 0,3—5,1 см, у

Длина пластинок флагового листа у ДТ-линий яровой пшеницы Чайниз Спринг Таблица 7

Линия	1976 г.				1978 г.				1981 г.	
	вегетационный опыт		мелкоделяночный опыт		мелкоделяночный опыт		мелкоделяночный опыт		мелкоделяночный опыт	
	длина пластинок, см	отклонение от контроля	длина пластинок, см	отклонение от контроля	ранний срок посева		поздний срок посева		длина пластинок, см	отклонение от контроля
					длина пластинок, см	отклонение от контроля	длина пластинок, см	отклонение от контроля		
ДТ 1AL	10,8	+0,7	24,4	+6,1*	29,1	+1,4	33,4	+7,1*	16,1	+2,0*
ДТ 1BL	9,9	-0,2	25,2	+6,9*	28,2	+0,5	28,5	+2,2	14,4	+0,3
ДТ 1DL	11,4	+0,3	25,1	+6,8*	28,2	+0,5	29,2	+2,9	11,1	-3,0*
ДТ 2AS	10,2	+0,1	20,2	+1,9	24,6	-3,1	25,6	-0,7	15,2	+1,1
ДТ 3Aα	10,0	-1,0	20,7	+2,4	24,4	-3,3*	25,9	-0,4	14,6	-0,1
ДТ 3BL	11,6	+0,5	20,0	+1,7	23,6	-4,1	26,5	+0,2	15,4	+1,3
ДТ 3Dα	14,2	+4,1	22,9	+4,6*	27,9	+0,2	29,1	+2,8	—	—
ДТ 4Aα	15,7	+5,6	23,0	+4,7*	28,5	+0,8	32,8	+6,5*	16,3	+2,2*
ДТ 4BL	11,8	+0,7	22,2	+3,9	30,4	+2,7	28,8	+2,5	17,3	+3,2*
ДТ 5AL	9,9	-0,2	21,7	+3,4	25,2	-2,5	27,3	+1,0	14,8	+0,7
ДТ 5BL	10,1	0,0	21,9	+3,6	26,5	-1,2	29,1	+2,8	—	—
ДТ 5DL	9,9	-0,2	22,1	+3,8	25,7	-2,0	28,7	+2,4	14,8	+0,7
ДТ 6Aα	—	—	—	—	24,8	-2,9	—	—	13,2	-0,9
ДТ 6DL	—	—	22,6	+4,3*	27,3	-0,4	27,6	+1,3	14,7	+0,6
ДТ 7AL	8,8	-1,3	18,0	-0,3	22,6	-5,1*	22,8	-3,5	12,2	-1,9*
ДТ 7BL	9,4	-0,7	17,9	-0,4	22,6	-5,1*	22,7	-3,6	13,5	-0,6
ДТ 7DS	9,0	-1,1	20,3	+2,0	26,5	-1,2	28,1	+2,8	15,5	+1,4
Контроль	10,1	—	18,3	—	27,7	—	26,3	—	14,1	—
Достоверная разница при P=0,05				4,3		3,2		4,6		1,7

* Показатель, достоверно отличающийся от контроля.

Ширина пластинок флагового листа у ДТ-линий яровой пшеницы Чайниз Спринг

Таблица 8

Линия	1975 г.			1976 г.			1978 г.				1981 г.		
	вегетационный опыт			мелкоделяночный опыт			мелкоделяночный опыт				мелкоделяночный опыт		
	отклонение от контроля			отклонение от контроля			отклонение от контроля				отклонение от контроля		
	ширина пластинок, мм	отклонение от контроля	ширина пластинок, мм	отклонение от контроля	ширина пластинок, мм	отклонение от контроля	ранний срок посева	отклонение от контроля	ширина пластинок, мм	отклонение от контроля	ширина пластинок, мм	отклонение от контроля	
ДТ 1AL	10,0	0	8,8	-1,2	12,3	-1,9*	13,2	-3,3*	11,2	-1,5	11,6	+0,4	
ДТ 1BL	9,7	-0,3	9,5	-0,5	13,6	-0,6	12,9*	-3,6*	8,6	-4,1*	10,3	-0,9	
ДТ 1DL	11,0	+1,0	9,7	-0,3	13,6	-0,6	14,0	-2,5*	11,4	-1,3	10,6	-0,6	
ДТ 2AS	11,7	+1,7	11,6	+1,6*	17,4	+3,2*	18,2	+1,7*	13,9	+1,2	12,1	+0,9	
ДТ 3Aα	11,3	+1,3	10,0	0,0	15,5	+1,3	16,1	-0,4	11,6	-1,1	10,8	-0,4	
ДТ 3BL	8,7	-1,3	11,6	+1,6*	15,8	+1,6	17,0	+0,5	13,6	+0,9	13,1	+1,9*	
ДТ 3Dα	9,5	-0,5	9,6	-0,4	14,3	+0,1	16,7	+0,2	12,2	-0,5	—	—	
ДТ 4Aα	10,0	0,0	9,7	-0,3	12,9	-1,3	15,0	-1,5	11,0	-1,7	12,3	+1,1*	
ДТ 4BL	8,0	-2,0	9,3	-0,7	12,6	-1,6	14,1	-2,4*	8,7	-0,4*	12,3	+0,1	
ДТ 5AL	11,6	+1,6	10,2	+0,2	15,9	+1,7	15,7	-1,8	13,6	+0,9	11,6	+0,4	
ДТ 5BL	11,0	+1,0	10,2	+0,2	13,6	-0,6	14,0	-2,5*	12,5	-0,7	—	—	
ДТ 5DL	11,3	+1,3	11,3	-1,3	14,2	0,0	14,1	-2,4*	13,1	+0,4	10,8	-0,4	
ДТ 6DL	10,5	+0,5	—	—	14,5	+0,3	14,1	-2,4*	12,2	-0,5	11,1	-0,1	
ДТ 7AL	10,0	0,0	8,5	-1,5	13,3	-0,9	13,3	-3,2	8,2	-4,5*	10,3	-0,9	
ДТ 7BL	8,0	-2,0	9,0	-1,0	13,6	-0,6	13,8	-2,7*	8,2	-4,5*	10,8	-0,4	
ДТ 7DS	11,8	+1,8	11,1	+1,1	14,7	+0,5	16,0	-0,5	13,3	+0,6	12,1	+0,9	
Контроль	10,0		10,0		14,2		16,5		12,7		11,2		
Достоверная разница при P=0,05	2,2			1,6			1,8			3,2			1,0

* Показатель, достоверно отличающийся от контроля.

ДТ 7В^L — 0,4—5,1 см. Достоверность разницы с контролем по длине листовой пластинки доказана у обеих линий только в 1978 г. и у ДТ 7А^L в 1981 г. У остальных линий длина листовой пластинки по отношению к контролю по годам изменялась нестабильно: в один год листовая пластинка у линий была длиннее, чем в контроле, в другой — наоборот. Этот показатель достоверно отличался от контроля в сторону увеличения лишь у ДТ 1D^L, ДТ 1В^L и ДТ 6D^L в 1976 г., а в сторону уменьшения — у ДТ 3А^α и ДТ 3В^L в 1978 г.

На основании рассмотренных данных можно сделать вывод, что у яровой пшеницы Чайниз Спринг изменение длины пластинки флагового листа связано почти со всеми хромосомами. Однако отсутствие плеча только в 5 хромосомах вызывает изменение длины пластинки флагового листа независимо от условий выращивания растений. На этом основании можно считать, что показатель роста — длина листовой пластинки — генетически детерминирован и связан с коротким плечом в хромосомах 1А, 4В, 7А, 7В и β-плечом в хромосоме 4А.

Ширина пластинки флагового листа так же, как и ее длина, варьирует в зависимости от условий произрастания (табл. 8). В мелкоделяночных опытах по годам этот показатель у эуплоидных растений колебался от 11,2 до 16,5 мм. У всех ДТ-линий ширина пластинки флагового листа имела расхождение с этим показателем в контроле. Эти расхождения по годам могут быть со знаком плюс или минус (кроме четырех дителоцентриков). Только у четырех линий отсутствие плеча в хромосомах за все годы исследований давало одинаковый эффект. При отсутствии короткого плеча в хромосомах 1В, 7А и 7В ширина листовой пластинки во всех опытах была меньше, чем в контроле, недостаток длинного плеча в хромосоме 2А, наоборот, приводил к расширению листовой пластинки. Разница с контролем достоверно доказана у ДТ 1В^L и ДТ 2А^S в трех опытах, у ДТ 7А^L, ДТ 7В^L и ДТ 3В^L — в двух опытах из шести.

Таким образом, можно выделить только 3 хромосомы, оказывающие влияние на ширину пластинки флагового листа соответствующих линий независимо от изменяющихся условий выращивания растений. Поэтому можно полагать, что эти хромосомы в известной степени осуществляют контроль за ростом листовой пластинки в ширину.

Число листьев на главном стебле. Число листьев на растении является важным физиологическим показателем. Это один из основных факторов, обуславливающих размеры общей листовой поверхности. В результате наблюдений в течение ряда лет за разворачиванием листовых пластинок и подсчета их на модельных растениях ДТ-линий нами установлено, что у сорта Чайниз Спринг число листьев в зависимости от условий выращивания колеблется от 10 до 13 (табл. 9). Известно, что такое количество листьев характерно для озимых пшениц. Сорт Чайниз Спринг принято относить к двуручкам, чем и объясняется наличие у него большего количества листьев по сравнению с другими сортами ярового типа. У анеуплоидов число листьев по годам колебалось от 10 до 14. В пределах каждой линии растения могут разворачивать неодинаковое количество листьев. Разница у растений одной линии 1—2 листа.

Из таблицы видно, что за годы наблюдений минимальное количество листьев на главном стебле равнялось 10. Только в 1976 г. у 40% растений ДТ-линий $3D^{\alpha}$ насчитывалось по 9 листьев. Максимальное число листьев (14) наблюдалось у некоторых линий в 1981 г. В 1976 г. эуплоидные растения разворачивали по 10 листьев. То же было и у большинства ДТ-линий. У ДТ $3D^{\alpha}$ 40% растений имели по 9 и 60% — по 10 листьев. У ДТ $5A^L$ и ДТ $5D^L$ у 90% растений было по 10 и 10% — по 11 листьев. У ДТ $7A^L$ все растения разворачивали по 11 листьев. У ДТ $5B^L$ число растений с 11 листьями составило 30%.

В 1977 г. эуплоидные растения также разворачивали по 10 листьев. Выделились линии ДТ $5A^L$, у которой все растения имели по 11 листьев, ДТ $5B^L$ с преобладающим числом растений (84%), развернувших также по 11 листьев. У линии ДТ $5D^L$ только единичные растения были с 11 листьями, а у ДТ $7A^L$ — преобладающее число с 11 листьями. В 1980 г. большинство растений в контроле имели 11 листьев, остальная часть — по 10.

По 10—11 листьев разворачивали линии первой, третьей и седьмой гомеологичных групп. У ДТ $2A^s$, ДТ $4A^{\alpha}$, ДТ $4B^L$ все растения разворачивали по 11 листьев, у ДТ $5A^L$ и ДТ $5D^L$ — по 12, у ДТ $6A^{\alpha}$ 10% растений имели 12 листьев, у ДТ $6D^L$ примерно половина растений — по 11 и половина — по 12. В 1981 г. только у ДТ $1A^L$ и ДТ $1B^L$ число листьев, как и в предыдущие годы, равня-

Таблица 9
Изменение числа листьев на главном побеге у ДТ-линий яровой пшеницы Чайниз Спринг

Линия	1976 г.			1977 г.			1980 г.			1981 г.				
										процент растений с числом листьев				
	10	11	10	11	10	11	10	11	12	10	11	12	13	14
ДТ 1A ^L	100	—	100	—	—	—	40	60	—	73	27	—	—	—
ДТ 1B ^L	100	—	100	—	—	—	70	30	—	53	47	—	—	—
ДТ 1D ^L	100	—	100	—	—	—	10	90	—	—	7	80	13	—
ДТ 2A ^S	100	—	100	—	—	—	—	100	—	—	34	53	13	—
ДТ 3A ^α	100	—	100	—	—	—	50	50	—	—	53	33	14	—
ДТ 3B ^L	100	—	100	—	—	—	10	90	—	—	40	60	—	—
ДТ 3D ^α	60*	—	100	—	—	—	52	48	—	—	55	33	12	—
ДТ 4A ^α	100	—	100	—	—	—	—	100	—	—	40	40	20	—
ДТ 4B ^L	100	—	100	—	—	—	—	100	—	—	27	60	13	—
ДТ 5A ^L	90	10	—	100	—	—	—	—	100	—	—	—	80	20
ДТ 5B ^L	70	30	16	84	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
ДТ 5D ^L	90	10	96	4	—	—	—	—	100	—	—	33	20	47
ДТ 6A ^α	—	—	—	—	—	—	—	90	10	—	7	87	6	—
ДТ 6D ^L	—	—	100	—	—	—	—	60	40	—	—	7	73	20
ДТ 7A ^L	—	100	8	92	—	—	50	50	—	—	13	86	14	—
ДТ 7B ^L	100	—	100	—	—	—	50	50	—	—	—	47	40	—
ДТ 7D ^S	100	—	100	—	—	—	20	80	—	—	—	87	13	—
Контроль	100	—	100	—	—	—	30	70	—	—	27	53	20	—

* 40% растений имели по 9 листьев.

лось 10—11. У остальных линий этот показатель смещался в сторону увеличения. Основная масса растений у ДТ 1D^L имела 12 листьев, ДТ 2A^S—11—12, у линий третьей гомеологичной группы было по 11—12, у ДТ 4A^α, ДТ 4B^L — по 11, ДТ 5A^L — по 13 листьев. У ДТ 5D^L половина растений имела 12—13, половина — 14 листьев, у ДТ 6A^α — 12, ДТ 6D^L — 13, ДТ 7A^L — 12, ДТ 7B^L — 12—13, у ДТ 7D^S и эуплоидных растений — по 12 листьев. По данным таблицы, ежегодно наблюдается тенденция к увеличению числа листьев у линий ДТ 5A^L, ДТ 5D^L, ДТ 6D^L. Превышение над контролем составляет 1—2 листа.

Известно, что число метамеров стебля связано с продолжительностью I и II этапов органогенеза. У ДТ-линий ДТ 5A^L, ДТ 5D^L и ДТ 6D^L растягивалось время прохождения этих этапов, с чем, очевидно, и связано увеличение числа листьев по годам. Ни у ДТ-линий, ни у эуплоидных растений нами не обнаружено разницы по числу надземных междоузлий стебля. Образование дополнительных листьев у линий, очевидно, происходит в приземной, розеточной части растений по причине сближенных нижних междоузлий.

Роль отдельных хромосом в формировании элементов продуктивности у пшеницы

Число колосков в колосе главного стебля. Число колосков в колосе — один из элементов его продуктивности. Из обобщенных Р. Моррисом сведений (цит. по Лелли, 1980) по генетическому контролю этого признака известно, что у пшеницы он контролируется хромосомами 6A, 7A, 1B, 4B, 2D, 3D. Мы попытались установить влияние генетического фактора на этот показатель с помощью ДТ-линий. Имея в виду, что закладка колосков в колосе осуществляется на IV этапе, подсчет их количества проводился в начале V этапа органогенеза.

Результаты наших исследований (табл. 10) показали, что дителоцентрическое состояние хромосом приводит к определенным различиям по величине этого признака. В 1976 г. среднее число колосков в колосе колебалось у линий от 16,4 до 21. Наибольшее отклонение от контроля равнялось 4,3 колоска (линия ДТ 5D^L). Достоверно большее число колосков в колосе отмечено у ДТ 1A^L,

Таблица 10
Изменение числа колосков в колосе главного стебля у ДТ-линий яровой пшеницы Чайниз Спринг

Линия	1976 г.		1977 г.		1978 г.				1980 г.		1981 г.		1982 г.	
	число колосков в колосе	отклонение от контроля	число колосков в колосе	отклонение от контроля	опыт 1		опыт 2		число колосков в колосе	отклонение от контроля	число колосков в колосе	отклонение от контроля	число колосков в колосе	отклонение от контроля
					число колосков в колосе	отклонение от контроля	число колосков в колосе	отклонение от контроля						
ДТ 1AL	18,5	+1,8*	19,5	-0,3	20,2	+1,0	20,4	-1,7*	22,4	-0,2	20,7	-2,5*	21,2	0,1
ДТ 1BL	18,5	+1,8*	20,9	+1,1	20,4	+0,9	21,6	-0,5	22,1	-0,5	22,1	-1,1	21,0	-0,3
ДТ 1DL	17,7	+1,0	19,3	-0,5	18,9	-0,3	20,1	-2,0*	21,5	-1,1*	20,5	-2,7*	20,0	-1,3*
ДТ 2AS	16,5	-0,2	20,1	+0,3	19,4	+0,2	22,2	+0,1	22,5	-0,1	22,4	-0,8	21,4	+0,1
ДТ 3Aα	18,1	+1,4	20,0	+0,2	19,0	-0,2	21,2	-0,9	22,3	-0,3	22,7	-0,5	21,4	+0,1
ДТ 3BL	17,9	+1,2	19,0	-0,8	17,9	-1,3	20,3	-1,8*	20,5	-2,1*	21,1	-2,1	20,9	-0,4
ДТ 3Dα	17,9	+1,2	19,0	-0,8	19,5	+0,3	20,3	-1,8*	20,3	-2,3*	22,0	-1,2	21,9	+0,6
ДТ 4Aα	20,3	+3,6*	19,0	-0,8	18,7	-0,5	22,3	+0,2	22,5	-0,1	23,0	0,0	23,1	+1,8*
ДТ 4BL	16,4	-0,3	18,7	-1,1	18,2	-1,0	19,2	-2,9*	18,3	-4,3*	19,9	-3,3*	19,2	-2,1*
ДТ 5AL	19,7	+3,0*	20,4	+0,6	19,4	+0,2	23,7	+1,6*	23,7	+1,1*	24,1	+0,9	22,4	+1,1*
ДТ 5BL	18,8	+2,1*	20,0	+0,2	18,9	-0,3	23,3	+1,2	22,9	+0,3	—	—	—	—
ДТ 5DL	21,0	+4,3*	21,6	+1,8*	20,2	+1,0	23,6	+1,5	24,3	+1,7*	24,5	+1,3	24,8	+3,5*
ДТ 6Aα	—	—	—	—	19,8	+0,6	—	—	22,3	-0,3	21,0	-2,2	22,2	+1,1*
ДТ 6DL	—	—	21,5	+1,7*	20,1	+0,9	23,9	+1,8*	25,0	+2,4*	23,4	+0,2	24,9	+3,6*
ДТ 7AL	17,7	+1,0	20,8	+1,0	20,0	+0,8	21,6	-0,5	21,9	-0,7	22,6	-0,6	21,9	+0,6
ДТ 7BL	19,7	+3,0*	20,8	+1,0	21,2	+2,0*	21,4	-0,7	22,1	-0,5	22,3	-0,2	22,3	+1,0*
ДТ 7DS	19,3	+2,6*	18,5	-1,3	19,0	-0,2	21,8	-0,3	22,7	+0,1	21,9	-1,3	21,4	+0,1
Контроль	16,7	—	19,8	—	19,2	—	22,1	—	22,6	—	23,2	—	21,3	—
Достоверная разница при P=0,05	1,5		1,5		1,5		1,6		0,9		2,4		0,8	

* Показатель, достоверно отличающийся от контроля.

ДТ $1B^L$, ДТ $4A^\alpha$, ДТ $7B^L$ и ДТ $7D^s$, у линий пятой гомеологической группы. На один или несколько колосков больше закладывали линии ДТ $1D^L$, третьей гомеологической группы ДТ $7A^L$. Только ДТ $2A^s$ и ДТ $4B^L$ имели значительные отклонения в сторону уменьшения этого показателя. В 1977 г. минимальное количество колосков в колосе было 18,5 (линия ДТ $7D^s$), максимальное — 21,6 (линия ДТ $5D^L$). Достоверное превышение над контролем отмечено только у ДТ $5D^L$ и ДТ $6D^L$, у шести линий отклонение больше единицы, у девяти — меньше, чем 1 колосок. В 1976 г. в 1-м опыте при раннем сроке посева все линии по числу колосков в колосе имели несущественные отклонения от контроля. Достоверно больше, чем на 1 колосок,

Во втором опыте (при посеве в конце мая) проявилось заметное влияние на этот признак целой группы хромосом — $1A$, $1D$, $3B$, $3D$, $4B$, $5D$, $6D$. Это влияние достоверно доказано. У остальных линий разница с контролем составляла от 0,1 до 1,2 колоска. В 1980 г. значительные отклонения отмечены у ДТ $1D^L$, ДТ $3B^L$, ДТ $3D^\alpha$, ДТ $4B^L$, ДТ $5A^L$, ДТ $5D^L$, ДТ $6D^L$. У остальных дителоцентриков разница с контролем была незначительной. В 1981 г. достоверно (на 2,4 колоска и больше) отличались от контроля линии ДТ $1A^L$, ДТ $1D^L$ и ДТ $4B^L$, больше, чем на 1 колосок, — ДТ $3B^L$, ДТ $3D^\alpha$, ДТ $5D^L$, ДТ $6A^\alpha$, ДТ $7D^s$. В 1982 г. наибольшие отклонения наблюдались у ДТ $4A^\alpha$, ДТ $4B^L$, ДТ $5A^L$, ДТ $5D^L$, ДТ $6A^\alpha$, ДТ $6D^L$, ДТ $7B^L$.

Из приведенных данных видно, что элемент продуктивности — число колосков в колосе — контролируется многими хромосомами. В зависимости от внешних условий критическими по этому признаку могут быть различные хромосомы. В разных условиях произрастания количество колосков в колосе у одних и тех же линий может быть большим или меньшим, чем в контроле. Из 7 опытов положительный эффект наблюдался при отсутствии плеча в хромосоме $1A$ в двух опытах, $1B$ — в трех, $1D$ — в одном, $2A$ — в четырех, $3A$ — в двух, $3B$ — в одном, $3D$ — в трех, $4A$ — в трех, $5B$ — в четырех (из 5 опытов), $5A$ — в двух (из 4 опытов), $7A$ — в четырех, $7B$ — в четырех, а при отсутствии плеча в хромосоме $7D$ — в трех опытах.

Из всего набора ДТ-линий можно выделить только четыре линии со стабильным знаком отклонения от контроля. К ним относится линия ДТ $4B^L$, у которой ежегодно

число колосков в колосе было меньше, чем в контроле. Разница с контролем составляла от 1,0 до 4,3 колоска и только в 1976 г. — 0,3 колоска на колосе.

К этой же группе линий относятся ДТ 5A^L, ДТ 5D^L и ДТ 6D^L. Количество колосков в колосе у этих линий во всех опытах было больше, чем в контроле. У линии ДТ 5A^L минимальное превышение над контролем составляло 0,2, максимальное — 3 колоска в колосе, у ДТ 5D^L — соответственно 1,0 и 4,3 колоска, у ДТ 6D^L — 0,2 и 3,7 колоска на колосе. Такие колебания разницы по числу колосков между линиями и контролем по годам свидетельствуют об изменении степени влияния хромосом в зависимости от внешних условий. В некоторые годы отклонения были значительными, в другие — отмечались только тенденции к увеличению или уменьшению числа колосков в колосе.

Что касается тенденций к закладке определенного числа колосков в колосе, то о них удобнее судить не по средним значениям этого показателя, а при анализе всей выборки. Из табл. 11, которая составлена на основании

Таблица 11

Тенденции ДТ-линий к образованию максимального и минимального числа колосков в колосе

Линия	Среднее число колосков в колосе	Процент колосьев с числом колосков					
		17	19	21	23	25	27
ДТ 1A ^L	20,7	10	30	28	20	12	—
ДТ 1B ^L	22,1	—	—	50	43	7	—
ДТ 1D ^L	20,5	15	23	34	23	5	—
ДТ 2A ^S	22,4	—	5	37	38	17	3
ДТ 3A ^α	22,7	—	6	26	46	22	—
ДТ 3B ^L	21,1	6	18	40	34	2	—
ДТ 3D ^α	22,0	—	10	32	33	25	—
ДТ 4A ^α	23,2	—	7	26	30	23	14
ДТ 4B ^L	19,9	10	49	24	24	3	—
ДТ 5A ^L	24,1	—	3	19	32	46	—
ДТ 5D ^L	24,5	—	—	2	39	41	18
ДТ 6A ^α	21,0	5	29	38	19	9	—
ДТ 6D ^L	23,4	—	2	20	38	38	2
ДТ 7A ^L	22,6	—	2	43	29	24	2
ДТ 7B ^L	22,3	8	37	39	12	4	—
ДТ 7D ^S	21,9	—	23	32	25	20	—
Контроль	23,2	—	7	26	28	25	14

данных 1981 г., видно, что линии ДТ 1A^L, ДТ 1D^L, ДТ 3B^L, ДТ 4B^L, ДТ 6A^α, ДТ 7B^L проявляли тенденцию к уменьшению числа колосков в колосе. Только у этих линий встречались колосья с минимальным (17) числом колосков. Примерно половина колосьев у этих линий имела по 17—19 колосков. И наоборот, у ДТ 2A^S, ДТ 4A^α, ДТ 5D^L, ДТ 6D^L, ДТ 7D^S и эуплоидных растений прослеживалась тенденция к закладке максимального (27) числа колосков в колосе. У ДТ 4A^α, ДТ 5A^L, ДТ 5D^L, ДТ 6D^L и эуплоидных растений почти половина колосьев имела по 25—27 колосков. Остальные линии занимали промежуточное положение.

Ежегодное увеличение числа колосков в колосе у ДТ-линий 5A^L, 5D^L, 6D^L по сравнению с контролем связано с особенностями их развития. Отсутствие плеча в хромосомах 5A, 5D и 6D оказывало затормаживающее влияние на прохождение ранних этапов органогенеза. Удлинение III и IV этапов способствует закладке большего числа колосков в колосе.

Число зерен в колосе главного стебля. Число зерен в колосе — основной показатель его продуктивности. Поэтому важно знать, в какой степени он генетически детерминирован и какие хромосомы участвуют в контроле этого признака. Данные табл. 12 показывают, что этот признак связан со всеми хромосомами. Недостаток плеча в хромосомах в основном дает отрицательный эффект. Степень проявления этого эффекта зависит от условий произрастания растений. Так, статистически доказанное отрицательное влияние хромосомы 1A проявлялось в 1976 и 1977 годах, хромосомы 1B — в 1977, 1978, 1981 и 1982, 1D — в 1976, 1977, 1981 и 1982, 2A — в 1977, 3A — в 1976, 1977, 3B — в 1976, 1977, 1978, 1981, 1982, 3D — в 1976, 1977, 4A — в 1976, 1977, 4B — в 1976, 1977, 1978, 1981, 1982, 5A — в 1977, 1981 и 1982, 5B — в 1976, 1977, 5D — в 1981 и 1982, 6D — в 1981 и 1982, 7A — в 1977, 1981 и 1982, 7B — в 1977, 1981 и 1982, 7D — в 1976, 1977, 1981 годах.

Таким образом, в 6 опытах отсутствие плеча в любой из изучаемого набора хромосоме при определенных условиях достоверно снижало число зерен в колосе. У линии ДТ 2A^S уменьшение этого показателя наблюдалось только один раз за шесть лет, у остальных линий это происходило чаще. Наибольшее отрицательное влияние на число зерен в колосе оказывали хромосомы 3B и 4B. Достовер-

Таблица 12

Изменение числа зерен в колосе главного стебля у ДТ-линий яровой пшеницы Чайниз Спринг

Линия	1976 г.		1977 г.		1978 г.				1981 г.		1982 г.	
	число зерен	отклонение от контроля	число зерен	отклонение от контроля	опыт 1		опыт 2		число зерен	отклонение от контроля	число зерен	отклонение от контроля
					число зерен	отклонение от контроля	число зерен	отклонение от контроля				
ДТ 1AL	30,1	-17,3*	36,6	-7,4*	37,6	-3,7	28,6	-8,9	38,6	-11,0	41,8	+0,6
ДТ 1BL	37,3	-10,1	25,2	-18,8*	40,8	-0,5	24,3	-13,2	33,2	-16,4*	31,4	-9,8*
ДТ 1DL	34,2	-13,2*	21,7	-22,3*	37,0	-4,3	28,7	-8,8	31,7	-17,9*	31,9	-9,3*
ДТ 2AS	46,3	-1,1	35,5	-8,5*	51,4	+10,1*	22,6	-14,9	44,7	-4,9	42,6	+1,4
ДТ 3Aα	30,1	-17,3*	18,3	-25,7*	32,8	-8,5	30,6	-6,9	48,0	-1,6	44,7	+3,5
ДТ 3BL	33,4	-14,0*	21,9	-22,1*	27,9	-13,4*	37,0	-0,5	26,2	-23,4*	25,4	-15,8*
ДТ 3Dα	36,6	-10,8*	21,7	-22,3*	33,5	-7,8	42,5	+5,0	—	—	—	—
ДТ 4Aα	32,6	-14,8*	27,2	-16,8*	40,6	-0,7	23,7	-13,8	48,7	-0,9	38,7	-2,5
ДТ 4BL	26,9	-20,5	22,7	-21,3*	31,8	-9,5	17,9	-19,6*	27,4	-22,2*	25,3	-15,9*
ДТ 5AL	47,9	+0,5	36,3	-7,7*	46,0	+4,7	32,6	-4,9	24,8	-24,8*	34,3	-6,9*
ДТ 5BL	36,3	-11,1*	28,6	-15,4*	34,2	-7,1	33,0	-4,5	—	—	—	—
ДТ 5DL	48,5	+1,1	40,1	-3,9	39,5	-1,8	38,5	+1,0	27,2	-22,4*	34,7	-6,5*
ДТ 6DL	46,9	-0,5	42,5	-1,5	44,3	+3,0	40,6	+3,1	30,3	-19,3*	33,3	-7,9*
ДТ 7AL	40,1	-7,3	32,7	-11,3*	31,9	-9,4	27,4	-10,1	24,0	-25,6*	32,2	-9,0*
ДТ 7BL	51,0	+2,6	36,7	-7,3*	36,7	-4,6	31,5	-6,0	37,2	-12,4*	35,0	-6,2*
ДТ 7DS	36,4	-11,0*	31,9	-12,1*	36,0	-5,3	26,5	-11,0	35,5	-14,1*	44,3	+3,1
Контроль	47,4		44,0		41,3		37,5		49,6		41,2	
Достоверная разница при $P=0,05$		10,8		5,0		10,0		17,7		12,2		4,5

* Показатель, достоверно отличающийся от контроля.

ное снижение этого показателя у ДТ-линий $3B^L$ и $4B^L$ наблюдалось в 5 опытах из 6.

В очень редких случаях дителоцентрическое состояние хромосом способствовало увеличению числа зерен в колосе. Причем этот положительный эффект статистически доказан только у ДТ $2A^s$ в первом опыте 1978 г. (ранний срок посева). У остальных линий превышение над контролем было весьма незначительным — не более 5 зерен на колос.

Наиболее сильный отрицательный эффект при недостатке плеча в хромосомах отмечался в 1977 и 1981 годах. У линий ДТ $5A^L$, ДТ $5D^L$ и ДТ $6D^L$ отклонение от контроля по числу зерен в колосе было меньшим, чем у остальных линий, что, очевидно, связано с большим числом колосков в колосе у этих линий. Резкое уменьшение количества зерен в 1981 г., вероятно, является результатом затянувшегося развития при экстремальных условиях этого года, поэтому формирование зерновок у этих линий проходило в более позднее время при менее благоприятных погодных условиях. Возможно, это также связано и с потерей фертильности у части цветков, так как в связи с затянувшимся развитием время цветения у этих линий проходило также в иные сроки, чем у остальных линий.

Масса зерна в колосе главного побега. Продуктивность колоса главного стебля у ДТ-линий в основном была ниже, чем у эуплоидных растений (табл. 13). Количественное проявление этого признака, как и других, связано с одновременным влиянием генетического фактора и условий произрастания растений.

Стабильное отрицательное влияние на массу зерна в колосе во все годы опытов оказывали хромосомы первой гомеологичной группы, $3B$, $3D$, $4B$, $7A$, $7B$. При этом снижение продуктивности статистически доказано у линий первой гомеологичной группы и в 1981 г., у ДТ $3D^a$ — в 1977, у ДТ $4B^L$ — в 1976, 1977 и 1981, у ДТ $7A^L$ — в 1977 и 1981, у ДТ $7B^L$ — в 1977 и 1981 годах.

Хромосомы $2A$, $3A$, $4A$, $5A$, $5D$, $6D$, $7D$ не оказывали стабильного влияния на продуктивность колоса. В некоторые годы отсутствие плеча в этих хромосомах давало незначительный положительный эффект. 3 года (из 5) из-за неблагоприятных погодных условий у всего набора ДТ-линий масса зерна в колосе была значительно меньшей, чем в контроле. В 1977 и в 1981 годах продуктив-

Таблица 13

Изменение массы зерна в колосе главного побега у ДТ-линий яровой пшеницы Чайниз Спринг

Линия	1976 г.		1977 г.		1978 г.		1981 г.		1982 г.	
	масса зерна, г	отклонение от контроля	масса зерна, г	отклонение от контроля	масса зерна, г	отклонение от контроля	масса зерна, г	отклонение от контроля	масса зерна, г	отклонение от контроля
ДТ 1AL	0,72	-0,58*	0,51	-0,37*	1,16	-0,07	0,68	-0,46*	1,03	-0,08
ДТ 1BL	0,84	-0,46*	0,45	-0,41*	1,22	-0,01	0,56	-0,58*	0,67	-0,44*
ДТ 1DL	0,81	-0,49*	0,46	-0,40*	0,90	-0,33	0,53	-0,61*	0,78	-0,33*
ДТ 2AS	1,27	-0,03	0,70	-0,16*	1,75	+0,52*	0,89	-0,25	0,92	-0,19*
ДТ 3Aα	0,98	-0,32	0,49	-0,37*	1,44	+0,21	0,89	-0,25	1,09	-0,02
ДТ 3BL	1,06	-0,24	0,49	-0,37*	1,03	-0,20	0,48	-0,66*	0,76	-0,35*
ДТ 3Dα	1,09	-0,21	0,46	-0,40*	1,02	-0,21	—	—	0,90	-0,21*
ДТ 4Aα	0,90	-0,40*	0,37	-0,49*	1,46	+0,23	0,92	-0,22	1,03	-0,08
ДТ 4BL	0,73	-0,57*	0,35	-0,51*	1,06	-0,17	0,45	-0,69*	0,64	-0,47*
ДТ 5AL	1,35	+0,05	0,54	-0,32*	1,32	+0,09	0,35	-0,79	0,89	-0,22*
ДТ 5BL	1,00	-0,30	0,50	-0,36*	1,14	-0,09	—	—	—	—
ДТ 5DL	1,30	0,0	0,65	-0,21*	1,27	+0,04	0,39	-0,75*	0,87	-0,24*
ДТ 6Aα	—	—	—	—	1,37	+0,14	0,40	-0,74*	0,90	-0,21*
ДТ 6DL	1,37	+0,07	0,62	-0,24*	1,36	+0,13	0,45	-0,69	0,88	-0,23*
ДТ 7AL	1,03	-0,27	0,40	-0,46*	0,97	-0,26	0,34	-0,80*	0,73	-0,38*
ДТ 7BL	1,27	-0,03	0,44	-0,42*	0,90	-0,33	0,63	-0,51*	0,89	-0,22*
ДТ 7DS	0,86	-0,44*	0,40	-0,46*	0,99	-0,24	0,71	-0,43*	1,16	+0,05
ДТ 7DL	1,30	—	0,86	—	1,23	—	1,14	—	1,11	—
Контроль										
Достоверная разница при P=0,05		0,37		0,10		0,37		0,27		0,14

Показатель, достоверно отличающийся от контроля.

ность колоса у многих линий была почти вдвое меньше, чем в контроле.

У эуплоидных растений показатели продуктивности колоса оказались довольно устойчивыми независимо от условий. Только в 1977 г. масса зерна в колосе в контроле была меньше 1 г (0,86 г). В остальные 4 года отмечены почти одинаковые показатели, масса зерна в колосе составляла от 1,10 до 1,30 г. Неблагоприятные условия произрастания растений сильнее сказываются на снижении продуктивности у ДТ-линий.

Глава 2

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ У ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ

В последнее время разрабатывается метод биохимических маркеров хромосом, основанный на способности анеуплоидных растений в отличие от эуплоидных форм изменять спектры тех или иных белков и ферментов. Использование этого метода позволило идентифицировать хромосомы, ответственные за синтез эстераз в зерне (Артемова, 1979; Varber et al., 1968).

Было установлено, что у пшеницы сорта Чайниз Спринг эстераза зерновок контролируется хромосомами третьей гомеологической группы (Cubbada et al., 1974), а гены шестой гомеологической группы ответственны за синтез эстеразы листьев (Nakai, 1976). Электрофоретический анализ белков у различных линий с замещенными хромосомами (1A, 1B, 1D, 6A, 6B, 6D Чайниз Спринг на гомологичные хромосомы разных сортов) показал, что гены, ответственные за субъединицы белка с высокой относительной молекулярной массой (55000—140000), расположены в 1A, 1B и 1D-хромосомах, в то время как появление субъединиц с низкой относительной молекулярной массой (40—45000) контролируется хромосомами группы 6A, 6B, 6D (Brown, 1979, 1981).

Имеется уже немало данных о влиянии отдельных хромосом на синтез глиадинов (Boyd, Lee, 1967; Рыбалка, 1975 и др.). С помощью электрофореза в крахмальном геле белков моносомных линий Чайниз Спринг и гибридов с сортом Кавказ установлено, что хромосома 1B участвует в синтезе γ -глиадинов в зоне 16 и ω -глиадинов. Хромосома 1D контролирует синтез белков, относящихся к γ -глиадинам в зоне 18. Хромосома 4A оказывает влияние на синтез α -глиадинов в зонах 4 и 6 (Sasek, Kosner, 1977). Использование нуллитетрасомиков пшеницы Чайниз Спринг позволило установить контролирующее влияние хромосом третьей гомеологической группы

на синтез альбуминов. Предполагается, что генетическая система, кроме структурных, имеет и регуляторные гены, локализованные в 3В-хромосоме. При отсутствии 3В регуляторную функцию принимают на себя гены D-генома (Cubbada, 1979).

Интересны результаты исследований нуклеиновых кислот у разных видов и кариотипов пшеницы (Viegas, 1980). В этих опытах посредством гибридизации *in vitro* меченной тритием рибосомальной РНК с общей ДНК пытались определить число генов, кодирующих р-РНК. Установлено, что один из районов ядрышкового организатора у пшеницы расположен в коротком плече хромосомы 5D. На гексаплоидном уровне делеция короткого плеча 5D-хромосомы приводит к различным изменениям р-РНК, которые зависят от морфологии длинного плеча той же хромосомы. На тетраплоидном уровне присутствие длинного плеча 5D в геноме *T. durum* или пары дополнительных 5D-хромосом у *T. dicoccum* увеличивало число кодирующих р-РНК генов на 19 и 33% соответственно. Это свидетельствует о том, что короткое плечо 5D-хромосомы несет лишь незначительное число генов р-РНК.

Известно, что продуктивность растений в основном определяется тремя физиологическими процессами — фотосинтезом, дыханием и транслокацией продуктов ассимиляции. Большой интерес представляет изучение любого из этих процессов на хромосомном уровне; тем более что в настоящее время уже разработаны генетические методы, с помощью которых можно в пределах одного генома замещать худшие по набору генов хромосомы лучшими, а также создать линии с добавочными хромосомами, несущие желательные признаки.

Нашей задачей было определить степень влияния отдельных хромосом на интенсивность процесса дыхания у растений яровой пшеницы. При изучении набора ДТ-линий яровой пшеницы Чайниз Спринг нами был установлен различный эффект влияния отсутствующего плеча хромосом на темпы роста и формирования вегетативных и генеративных органов растений (Хатылева, Шавялуха, 1979; Хатылева и др., 1978). Из литературных же источников известно, что процессы роста и формообразования наиболее тесно связаны с изменениями процесса дыхания растений (Рубин, Ладыгина, 1974; Туркова, 1963; Цыбулько и др., 1969).

Интенсивность дыхания в онтогенезе у яровой пшеницы

Для опыта применяли дителоцентрические линии яровой пшеницы Чайниз Спринг, отличающиеся между собой темпами роста и развития. Были отобраны линии с быстрыми (ДТ 3D^α) и замедленными (ДТ 5A^L, ДТ 5D^L, ДТ 7A^L) темпами роста и развития. Контролем служила эуплоидная форма Чайниз Спринг ($2n=42$). Интенсивность дыхания листьев определяли по поглощению углекислого газа щелочью манометрическим методом в аппарате Варбурга при естественном освещении, температуре 26 °С в первой половине дня. В опыте были использованы первые сверху, закончившие рост, листья главного стебля. Из них удаляли центральную жилку, верхушку и основание. Оставшиеся участки листьев с разных растений измельчали и составляли из них среднюю пробу. Масса навески для анализа — 300 мг. Повторность 10—12-кратная. Интенсивность дыхания выражали в микролитрах O₂ на 1 г ткани листьев за 1 ч.

Интенсивность дыхания у линий по этапам органогенеза определяли с момента кущения растений до их цветения (III—IX этапы). Отбор проб на анализ проводился одновременно у всех линий по этапам органогенеза контрольного варианта.

По результатам экспериментов изменение интенсивности дыхания тканей листьев в онтогенезе у всех изучаемых линий носит одинаковый характер (рис. 4), причем каждому этапу свойствен определенный уровень активности дыхательных процессов. Последний был довольно высоким на III этапе органогенеза, затем кривая интенсивности этого процесса резко падала. В период закладки метамеров колоса (IV, V этапы) интенсивность дыхания минимальна. Резкое ускорение процесса дыхания совпало с началом быстрого роста стебля в высоту (IV, VII этапы). Максимальные показатели интенсивности дыхания наблюдались на IX этапе органогенеза (цветение).

Влияние температурного фактора на снижение интенсивности дыхания на IV и V этапах исключается. Об этом свидетельствуют показатели среднедневных температур по этапам органогенеза. Известно, что к III этапу в клетках конуса нарастания изменяется уровень метаболических процессов. По данным И. В. Мороз (1973), к этому моменту значительно увеличивается содержание РНК в точках роста и листьях, а на IV этапе количество

РНК резко снижается. Этим, очевидно, и можно объяснить более высокий уровень интенсивности дыхания на III этапе органогенеза. Мы не определяли интенсивность дыхания на II этапе органогенеза, поэтому не можем с уверенностью сказать, что это максимальный показатель дыхания на ранних этапах.

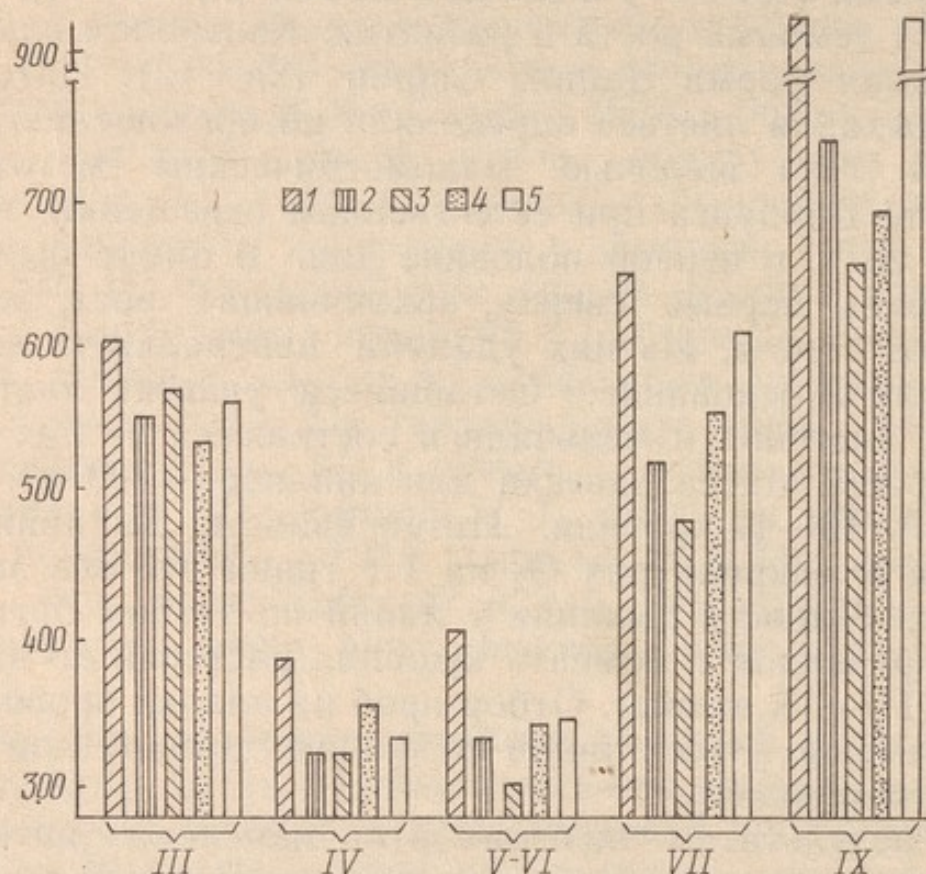


Рис. 4. Интенсивность дыхания (мкл O_2 /г ткани · ч) в онтогенезе ДТ-линий Чайниз Спринг: 1 — ДТ 3D^a, 2 — ДТ 5A^L, 3 — ДТ 5D^L, 4 — ДТ 7A^L, 5 — контроль. По абсциссе этапы органогенеза (по контролю)

Е. И. Ржанова и др. (1973) максимум интенсивности дыхания у бобовых растений наблюдали на II этапе органогенеза. Нам не удалось обнаружить переломный момент в интенсивности дыхания и на последних этапах органогенеза, так как после цветения растения не анализировались в связи с поражением верхних листьев ржавчиной. Ряд авторов утверждают, что именно в фазу цветения интенсивность дыхания и активность дыхательных ферментов у цветковых растений достигают своего наибольшего значения (Еремеева, 1979; Туркова, 1963; Andre et al., 1978).

Таким образом, наши данные еще раз подтвердили положение о том, что в жизненном цикле растений про-

исходят изменения уровня энергетических процессов, связанные с отдельными этапами органогенеза.

Вместе с тем результаты анализов показали влияние генетического фактора на интенсивность дыхания. На всех этапах органогенеза у линии ДТ 3D^α интенсивность дыхания листьев была значительно выше контроля. У ДТ-линий 5A^L, 5D^L и 7A^L, наоборот, наблюдалось снижение интенсивности дыхания, особенно на поздних этапах органогенеза. Самой низкой интенсивностью дыхания характеризовалась ДТ 5D^L. ДТ-линии 5A^L и 7A^L занимали промежуточное положение между контролем и ДТ 5D^L.

В предыдущих экспериментах по изучению генетического контроля роста и развития (Хатылева, Шавялуха, 1979; Хотылева и др., 1978) нами было установлено, что линия ДТ 3D^α отличается быстрым, а ДТ 5A^L, ДТ 5D^L и ДТ 7A^L — медленными темпами формирования вегетативных и генеративных органов. При сопоставлении данных видно, что существует тесная взаимосвязь между скоростью ростовых и формообразовательных процессов и интенсивностью дыхания у растений. С ускорением темпов роста и развития интенсивность дыхания возрастает, с замедлением — падает.

Следовательно, отсутствие одного и того же плеча хромосомы вызывает изменение скорости процессов роста и развития, а также интенсивности дыхания. Отсутствие плеча в хромосоме 3D ускоряет, в хромосомах 5A, 5D и 7A замедляет эти процессы.

Активность пероксидазы в ходе развития растений пшеницы Чайниз Спринг

Из группы дыхательных ферментов многие исследователи выделяют пероксидазу как интересный объект для физиологических исследований. Пероксидазу считают ферментом с четко выраженными оксидазными свойствами и способностью очень тонко реагировать на любые воздействия, оказываемые на растительный организм (Воронков, 1967). Известно, что пероксидаза является активной частью индолилоксидазной ферментативной системы, поэтому предполагают, что она играет существенную роль в регуляции процессов роста и развития (Galston, Davies, 1969; Ray, 1960; Riddl, Mazelis, 1965).

Мы попытались выяснить влияние генетического фактора на активность пероксидазы, используя дителосом-

ные линии яровой пшеницы Чайниз Спринг. Учитывая возможную связь между активностью пероксидазы и темпами роста и развития растений, объектами исследования выбрали линии, отличающиеся в предыдущих наших опытах от эуплоидных растений скоростью формирования вегетативных и генеративных органов: ДТ 3D^α с быстрым и ДТ 5A^L, ДТ 5D^L, ДТ 7A^L с замедленным

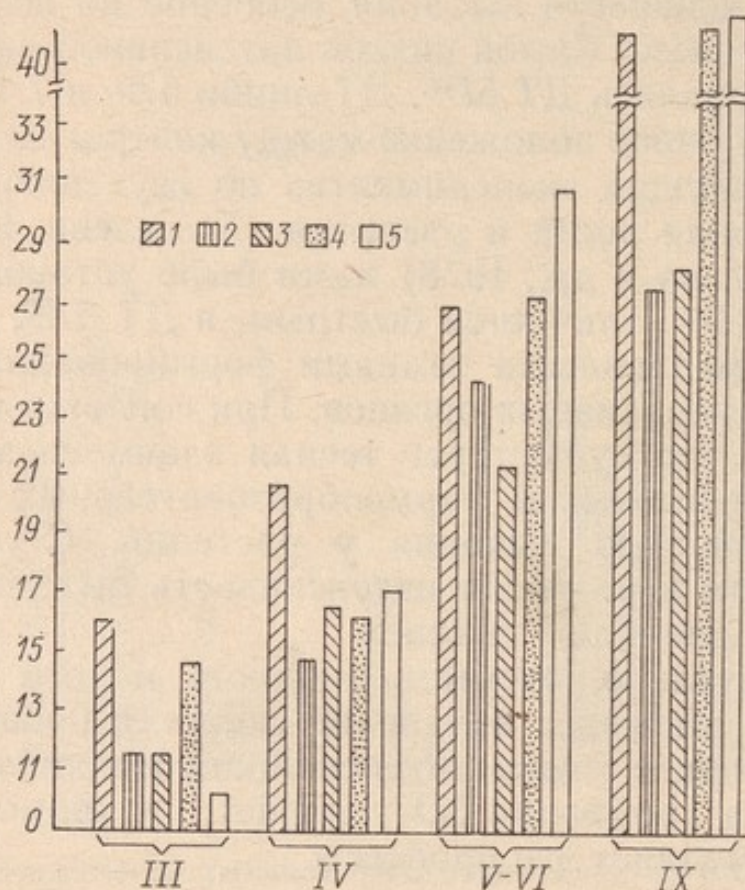


Рис. 5. Активность пероксидазы (усл. ед/мг белка) ДТ-линий пшеницы. Обозначения те же, что на рис. 4

темпами роста и развития. В качестве контроля использовали эуплоидную форму Чайниз Спринг ($n=42$). Активность пероксидазы определяли по методу А. Н. Бояркина (1951). Проследили за изменениями активности пероксидазы у линий по этапам органогенеза с момента кущения растений до их цветения (III—IX этапы). Отбор проб на анализ проводился одновременно у всех линий по этапам органогенеза контрольного варианта.

В полевом опыте (рис. 5) у всех линий наблюдалась общая закономерность изменения активности пероксидазы в процессе онтогенеза — она увеличивалась с возрастом растений. На III этапе органогенеза максимальный показатель равнялся 17,0, на IX — 264 усл. ед., при-

чем темпы нарастания активности пероксидазы в онтогенезе неравномерны: с III по VII этап она увеличивалась примерно в 2,5 раза, с VII по IX этап наблюдалось уже почти шестикратное увеличение. Мы не получили данных об активности фермента в период после цветения. Анализы были прекращены по причине массового поражения ржавчиной флаговых листьев, однако из литературных источников известно, что после фазы цветения активность дыхательных ферментов и интенсивность дыхания у цветковых растений снижаются (Еремеева, Плакида, Диордиенко, 1979; Туркова, 1963).

Результаты анализов показали также, что активность пероксидазы у разных линий изменяется неодинаково. У ДТ 3D^α она была выше, чем у остальных линий. Однако существенное превышение контроля наблюдалось лишь на III, IV и IX этапах органогенеза, на V—VII этапах активность пероксидазы была выше у эуплоидных растений. Самое низкое значение этого показателя наблюдалось у линий 5A^L и 5D^L. Поведение их по отношению к контролю по этапам органогенеза также неодинаково. Активность пероксидазы линии 5A^L несколько преобладала над контролем на III и IX этапах органогенеза, а на IV—VII ДТ 5A^L по этому показателю значительно уступала контролю, особенно на VII этапе органогенеза.

У линии 5D^L в процессе всего онтогенеза, кроме III этапа, активность пероксидазы была намного ниже, чем у эуплоидных растений. ДТ 7A^L занимала промежуточное положение между ДТ 3D^α и линиями пятой гомеологической группы. Превышение активности пероксидазы над контролем у этой линии наблюдалось в начале (III этап) и в конце вегетационного периода (IX этап). На остальных этапах ДТ 7A^L имела показатели ниже контрольных.

Выявленные в полевом опыте особенности колебаний уровня активности пероксидазы проявились также при выращивании растений на гидропонике на УВР. Анализ активности пероксидазы в этом опыте был проведен на III этапе органогенеза (рис. 6). Большей активностью характеризовалась линия 3D^α, меньшей — линии пятой гомеологической группы. Активность пероксидазы у 7A^L была значительно ниже, чем у ДТ 3D^α, и несколько выше, чем у ДТ 5A^L и ДТ 5D^L. Существенное отклонение от контроля наблюдалось только у 3D^α.

Из сказанного следует, что уровень активности пероксидазы в процессе онтогенеза у всех линий и эуплоидных

растений повышается с возрастом растений. Дителосомные линии, выделившиеся в наших предыдущих опытах по темпам формирования органов растений, различались и по активности пероксидазы. Недостаток плеча в хромосоме 3D приводил одновременно к ускорению темпов роста и развития и повышению уровня активности пероксидазы на определенных этапах органогенеза. Дителоцентрическое состояние хромосомы 5A и 5D вызывало

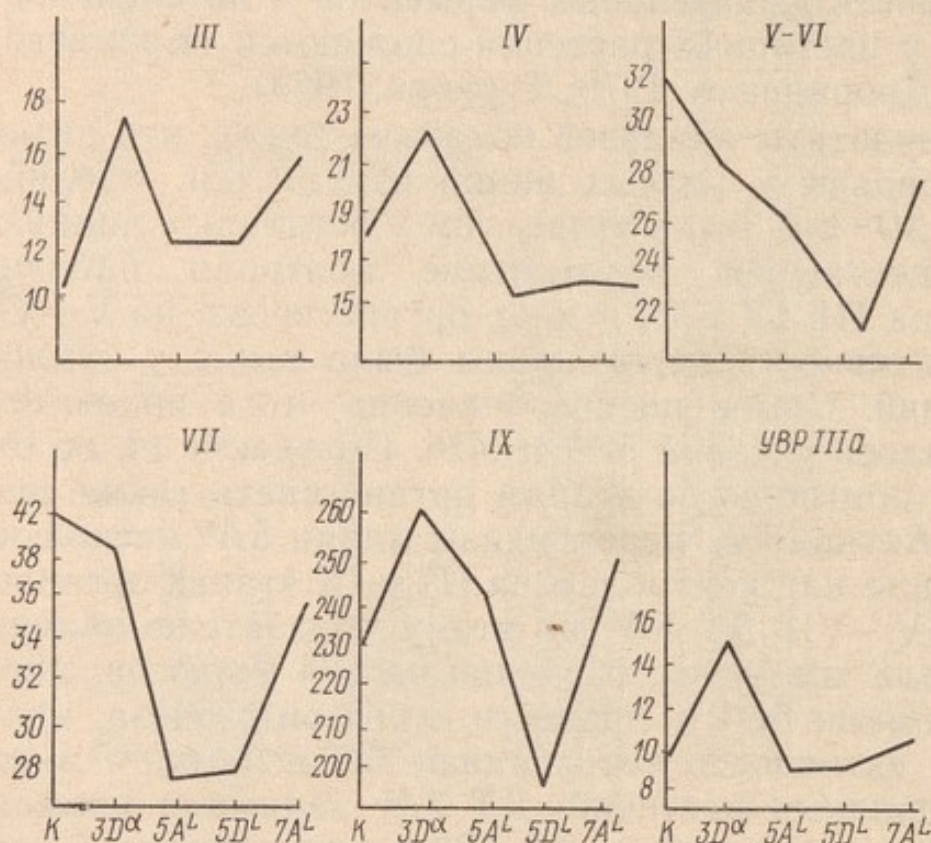


Рис. 6. Активность пероксидазы (усл. ед/мг белка) ДТ-линий пшеницы Чайниз Спринг: III—IX — этапы органогенеза, IIIa — выращивание растений на гидропонике на УБР, К — контроль

замедление темпов формирования вегетативных и генеративных органов, а также снижение активности пероксидазы в отдельные периоды онтогенеза. Степень влияния отсутствующего плеча хромосом на активность фермента на разных этапах органогенеза была неодинаковой.

Все приведенные здесь факты свидетельствуют о широкой возможности использования маркированных линий пшеницы для изучения контролирующего влияния отдельных хромосом на многие биохимические процессы, так же как и при установлении влияния отдельных хромосом на темпы роста, формирование вегетативных и ге-

неративных органов, о чем было сказано в предыдущей главе.

Выяснение указанных вопросов тесно связано с решением проблемы устойчивости растений к неблагоприятным факторам внешней среды и антропогенным воздействиям. Адаптация растительного организма к этим воздействиям связана с перестройкой многих биохимических процессов, а в ряде случаев и с изменением функциональной активности генного аппарата растительной клетки. Так, в настоящее время накоплен большой экспериментальный материал о влиянии широко используемого в сельском хозяйстве гербицида 2,4-Д на нуклеиново-белковый обмен растений (Ладонин и др., 1971; Деева, Шелег, 1976; Key et al., 1966; Arnisson, Boll, 1978 и др.). О глубине воздействия 2,4-Д на указанные процессы свидетельствуют данные о нарушении структуры хроматина клеточного ядра (Конарев, Елсакова, 1965; O'Brien et al., 1968; Leffler et al., 1971), способности ее образовывать комплексы с РНК (Bendane et al., 1965; Galston et al., 1964) и гистоновыми белками (Yasuda, Yamada, 1971), хотя в отношении последнего высказываются сомнения (Penner, Early, 1972).

Несмотря на то что влияние 2,4-Д на метаболизм нуклеиновых кислот и белка растений доказано, трудно пока сказать, на каком уровне оно осуществляется и какие регуляторные системы в этом участвуют. Нам представляется, что одним из экспериментальных подходов к решению указанных вопросов может быть использование в качестве объектов линий пшеницы, а в качестве биохимических показателей — компонентного состава различных белков и содержание нуклеиновых кислот. Но прежде чем обсуждать полученные нами данные по этим биохимическим процессам, следует остановиться на результатах исследований по выяснению реакции отдельных линий пшеницы на воздействие 2,4-Д.

Генетическая детерминация устойчивости растений пшеницы к воздействию 2,4-Д

Целью нашей работы на первом этапе было изучение влияния 2,4-Д на рост, развитие и продуктивность ДТ-линий яровой пшеницы Чайниз Спринг. Был использован широкий набор линий: 1A^L, 1B^L, 1D^L, 2A^S, 3A^α, 3B^L, 3D^α, 4A^α, 4B^L, 5A^L, 5B^L, 5D^L, 6A^α, 6D^L, 7A^L, 7B^L,

7D^s. Контролем служила эуплоидная форма этого сорта ($2n=42$). Растения пшеницы выращивали в мелко-деляночных полевых (1978—1979 гг.) и вегетационных опытах (1980 г.). В фазе кущения растения опрыскивали раствором 2,4-Д в концентрации 10^{-2} М.

Наблюдения, проведенные в течение вегетационного периода (1978—1980 гг.), показали заметные различия в росте и развитии отдельных линий пшеницы по сравнению с эуплоидной формой, особенно при воздействии 2,4-Д. Уже в ранних фазах развития растений после их обработки 2,4-Д наблюдалось сильное угнетение роста эуплоидной формы пшеницы, а также ДТ-линий первой гомеологической группы и 2A^s, 3B^L, 5B^L. Но наряду с этим ДТ 3A^α, ДТ 4A^α, ДТ 4B^L, ДТ 7B^L, ДТ 5D^L и ДТ 3D^α слабо реагировали на обработку гербицидом. Такое состояние растений сохранялось примерно до V—VI этапов органогенеза пшеницы, после чего растения эуплоидной формы пшеницы заметно усиливали рост, и длина стеблей к концу вегетации мало отличалась от контрольных вариантов. Что же касается ДТ-линий 1A^L, 3A^α, 4A^α, 1B^L, 3B^L, 5B^L, 7B^L, 1D^L, 3D^α, то степень угнетения их роста усиливалась при воздействии 2,4-Д и к концу вегетации стебли этих растений были заметно короче, чем в контроле.

Влияние генетического фактора в реакции пшеницы на воздействие 2,4-Д особенно четко проявилось в изменении продуктивности растений (рис. 7). Если сравнивать продуктивность отдельных линий пшеницы с эуплоидной формой, то основные различия, особенно по массе зерна, наблюдаются у дителоцентриков 6A^α, 7A^L, 3D^α, 6D^L и 7D^s. Вероятно, отсутствие отдельных плеч в указанных хромосомах привело к снижению продуктивности растений.

При воздействии 2,4-Д резко изменился характер формирования генеративных органов у отдельных ДТ-линий, что, безусловно, сказалось на массе зерна. Наиболее заметное ее снижение отмечено у всех изучаемых нами гомеологических групп генома В. Уменьшение продуктивности пшеницы под влиянием 2,4-Д выявлено также и у ДТ-линий 1A^L, 3A^α, 4A^α, 1D^L, 5D^L, тогда как у ДТ 2A^s действие гербицида проявлялось слабо.

В условиях 1980 г., который характеризовался значительным понижением температуры в момент начального роста растений, реакция ДТ-линий на 2,4-Д была

сходна с реакцией в 1978 г. Так же наблюдалось сильное угнетение роста эуплоидной формы и линий $1A^L$, $2B^L$, $1D^L$, $3B^L$ и $5B^L$ уже в ранние сроки после обработки. Реакция у $4B^L$, $3D^L$, $5D^L$, $6D^L$, $6A^L$ развивалась более медленно, однако к концу вегетации у этих линий высота растений была значительно ниже, чем у контрольных. К моменту полного прекращения роста (фаза молочной спелости) оказалось, что наибольшее умень-

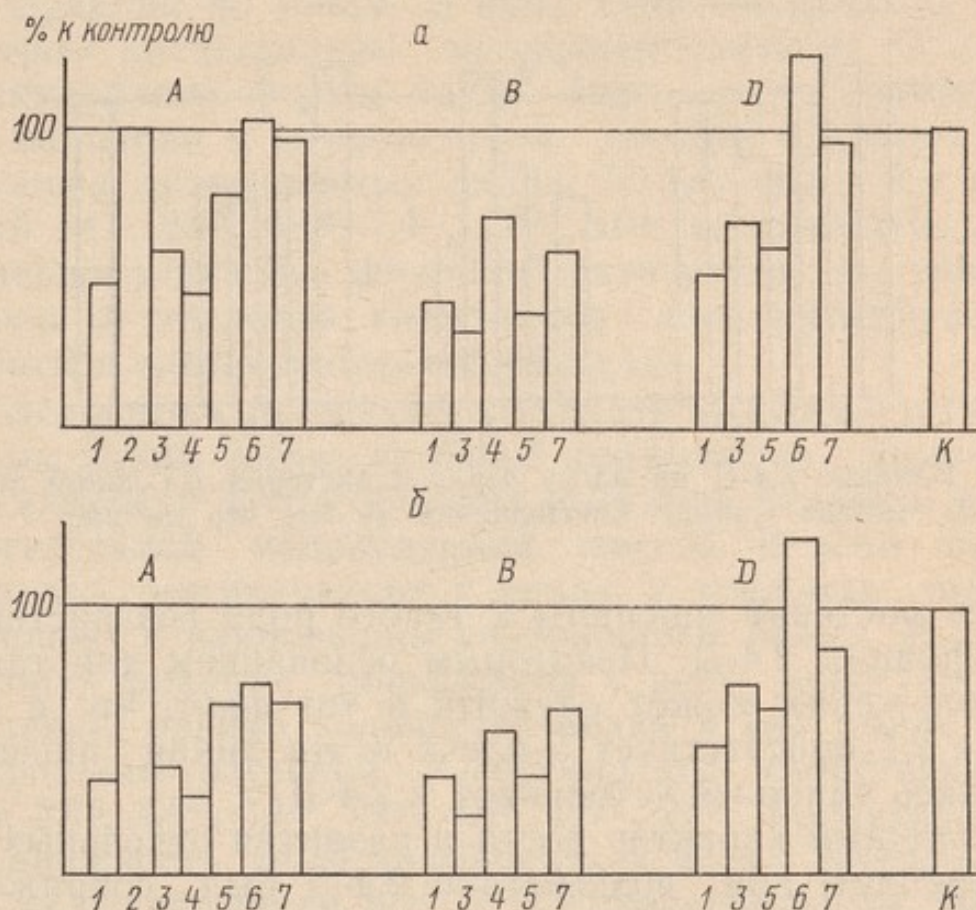


Рис. 7. Изменение общей массы (а) и массы зерна (б) растений пшеницы под влиянием 2,4-Д: 1—7 — гомеологические группы; А, В, D — геномы

шение высоты растений под влиянием 2,4-Д происходит у линий генома D. По данному показателю минимальной реакцией отличались ДТ-линии генома А, а средневывраженной — генома В.

Влияние обработки 2,4-Д на продуктивность ДТ-линий подтвердило обнаруженную в 1978 г. зависимость реакции на гербицид от генетического фактора. 2,4-Д вызвала наиболее интенсивное снижение продуктивности у ДТ-линий генома В, особенно таких показателей, как количество зерен в главном колосе и на 1 растение (рис. 8).

Анализируя полученные нами данные, следует отметить очень интересный факт. Наиболее сильное отрицательное действие 2,4-Д на продуктивность растений проявилось у тех ДТ-линий пшеницы, в хромосомах которых отсутствуют короткие плечи. Это относится к линиям $1A^L$, $3A^L$, $4A^L$, $1B^L$, $3B^L$, $4B^L$, $5B^L$, $7B^L$, $1D^L$, $5D^L$. Вполне вероятно, что в коротких плечах указанных хромосом находятся гены, контролирующие устой-

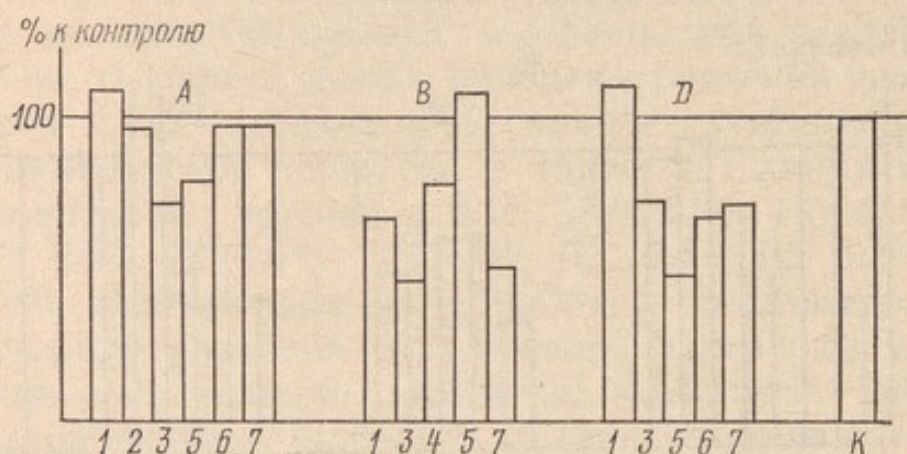


Рис. 8. Влияние 2,4-Д на массу зерна с растения ДТ-линий пшеницы Чайниз Спринг. Обозначения те же, что на рис. 7

чивость растений пшеницы к такого рода воздействиям, как гербицид 2,4-Д. Некоторым основанием для такого предположения может служить и тот факт, что в хромосоме 2A присутствует S-плечо и эта линия пшеницы оказалась наиболее устойчивой к 2,4-Д.

Различный характер роста и развития отдельных линий пшеницы при воздействии 2,4-Д был сопряжен с существенными изменениями в компонентном составе белков (Деева и др., 1980а, б).

Влияние отдельных хромосом на компонентный состав различных белков растений пшеницы

Изучался компонентный состав легко- и трудно-растворимых, а также каталитически активных белков 17 ДТ-линий пшеницы Чайниз Спринг. Растения выращивали в мелкоделяночных опытах, в фазе кушения опрыскивали раствором 2,4-Д (10^{-2} М). Пробы для биохимических анализов брали на 3-й день после обработки и в период цветения. Компонентный состав легко- и труднорастворимых, а также каталитически активных

белков определяли методом электрофореза в полиакриламидном геле, используя в качестве экстрагента трис-глициновый буфер, рН 8,3 (Сафонов, Сафонова, 1971).

Установлено, что электрофоретический (ЭФ) спектр легкорастворимых белков эуплоида и ДТ-линий пшеницы Чайниз Спринг гетерогенен и представлен как специфическими фракциями белка, так и компонентами-аналогами. Отмечено неравномерное распределение отдельных фракций по зонам. В фазе кущения более богатым спектром представлены медленноподвижные (высокомолекулярные) формы белка. Здесь отмечены наибольшие вариации в компонентном составе эуплоида и испытываемых дителосомных линий. Характерно, что у ДТ-линий $1A^L$, $2A^S$, $6A^\alpha$, $7A^L$, $1B^L$, $3D^\alpha$ не выявлены самые медленноподвижные фракции. Зато у этих же линий, в отличие от эуплоида, появляются дополнительные компоненты в среднеподвижной области.

Следовательно, отсутствие плеча в хромосомах указанных линий влечет за собой торможение синтеза белков с высокой и способствует индукции белков с низкой относительной молекулярной массой. В зоне белков, медленно мигрирующих к аноду, у эуплоида выявлен компонент с наибольшим содержанием белка. Такая же белковая фракция обнаружена у всех представителей ДТ-линий, однако количество белка в ней выше, чем у контрольных растений. Особенно это свойственно линиям $2A^S$, $4A^\alpha$, $6A^\alpha$, $7A^L$, $4B^L$, $6D^L$, $7D^S$. Характерно, что и подвижность этого компонента у всех дителоцентриков, за исключением $3B^L$ и $1D^L$, увеличивается. Вероятно, потеря одного из плеч у растений указанных линий вызывает не только количественный эффект, но и изменяет электрофоретическую подвижность (ЭФП) компонента с самым высоким содержанием белка. Особого внимания заслуживает линия $3A^\alpha$, у которой в отличие от эуплоида и всех изучаемых дителосомных линий не обнаружено белков, обладающих средней подвижностью. Видимо, эти изменения в спектре белков обусловлены отсутствием плеч хромосом.

Анализ белков, быстро идущих к аноду, показывает, что на фоне постоянно присутствующего компонента с ЭФП 1,0 у контрольных растений и всех ДТ-линий генома *A*, у ДТ $4B^L$, $7B^L$ и $3D^\alpha$ появляется по дополнительному компоненту с разным содержанием белка.

Изучение ЭФ-спектра белков в фазе цветения выяви-

Таблица 14

Общее количество и распределение по зонам ЭФП легкорастворимых белков эуплоида и ДТ-линий

Линия	Зона			Общее число зон		Линия	Зона			Общее число зон
	медленно-подвижная	средне-подвижная	быстро-подвижная				медленно-подвижная	средне-подвижная	быстро-подвижная	
ДТ 1A ^L	6	2	1	19		ДТ 4B ^L	6	1	1	8
ДТ 2A ^S	6	2	1	19		ДТ 5B ^L	6	1	1	8
ДТ 3A ^α	7	2	1	10		ДТ 7B ^L	6	1	1	8
ДТ 4A ^α	6	2	1	19		ДТ 1D ^L	5	1	1	7
ДТ 5A ^L	5	3	1	19		ДТ 3D ^α	6	1	1	8
ДТ 6A ^α	6	3	1	10		ДТ 5D ^L	5	1	1	7
ДТ 7A ^L	6	2	1	9		ДТ 6D ^L	5	1	1	7
ДТ 1B ^L	6	1	1	8		ДТ 7D ^S	7	1	1	9
ДТ 3B ^L	6	2	1	9		Эуплоид	6	2	2	10

ло, что испытуемые линии с дителоцентрическими хромосомами отличаются от эуплоида числом проявившихся белковых зон и характеризуются различным перераспределением компонентов и содержанием в них белка (табл. 14). Обращает на себя внимание тот факт, что в фазе цветения по сравнению с периодом кущения число быстроподвижных фракций белка уменьшается в контрольных и опытных вариантах.

В области среднеподвижных белков такое же явление характерно для всех ДТ-линий генома *D* и генома *B*, за исключением 3B^L, у которой так же, как и у эуплоида, проявились два компонента. Кроме того, во фракции белков со средней подвижностью у ДТ-линий отмечено более высокое содержание белка по сравнению с эуплоидом. Среднеподвижные белки линии генома *A* близки к эуплоиду по количественному составу, кроме ДТ 5A^L и 6A^α, у которых появилось по одной дополнительной фракции.

Как и в фазе кущения, в конце вегетации у контрольных растений и линий с дителоцентрическими хромосомами спектр медленно движущихся белков наиболее богат и разнообразен. Интересно, что только у линий генома *D* на старте гелевой колонки не обнаружена полоса, свойственная эуплоиду и линиям геномов *A* и *B*.

Вероятно, утраченные плечи хромосом линий генома *D* несут гены, ответственные за синтез высокомолекулярных белков.

Обработка растений 2,4-Д приводит к существенным сдвигам в белковом спектре (рис. 9). У эуплоида уже на третий день после воздействия гербицида зарегистрировано уменьшение количества фракций за счет исчезновения компонента в области быстроподвижных белков. В зоне медленно идущих к аноду белков 2,4-Д способствует перераспределению отдельных компонентов, меняя содержание в них белка и электрофоретическую подвижность. Для среднеподвижной области характерно лишь изменение скорости продвижения идентифицированных фракций. ЭФ-спектры исследуемых ДТ-линий меняются по-разному под влиянием гербицида: у одних наибольшие изменения претерпевают белки с низкой относительной молекулярной массой, у других — с высокой.

Медленноподвижные белки представлены у всех испытуемых ДТ-линий наибольшим количеством компонентов и вариабельность спектра этих белковых фракций более высокая при воздействии 2,4-Д, чем у средне- и быстроподвижных форм белка. Только у ДТ 4A^α, 6A^α, 7A^L спектр высокомолекулярных белков остается постоянным. Обработка гербицидом линий 1A^L, 2A^S, 1B^L, 5D^L, 7D^S приводит к возникновению дополнительных компонентов, а у ДТ 3A^α, ДТ 5A^L, ДТ 3B^L, ДТ 5B^L, ДТ 7B^L, ДТ 1D^L — к исчезновению 1—2 фракций.

Важно отметить, что в медленноподвижной области спектра выявлен главный компонент, на долю которого приходится наибольшее содержание белка. Гербицид у всех линий по сравнению с эуплоидом не затрагивает синтез этой белковой фракции и не меняет ее ЭФП. Что касается быстроподвижных, т. е. низкомолекулярных белков, то у ДТ-линий генома *A* 2,4-Д вызывает снижение числа белковых фракций (ДТ 1A^L, 2A^S, 3A^α, 5A^L) либо его увеличение (ДТ 6A^α, 7A^L). Это свидетельствует о том, что 2,4-Д избирательно действует на низкомолекулярные формы белка, затрагивая в основном их синтез в линиях генома *A*.

Следует отметить, что и среднеподвижные компоненты ДТ-линий генома *A* более изменчивы, чем белки представителей геномов *B* и *D*, у которых спектр опытных растений не отличается от контрольных. Исключе-

ние составляют лишь $4B^L$, $5D^L$ и $7D^S$, где гербицид способствует исчезновению двух фракций (ДТ $4B^L$) и изменению содержания белка в одном из компонентов (ДТ $5D^L$ и $7D^S$). Среди ДТ-линий генома А 2,4-Д индуцирует изменения, выражающиеся в значительных вариациях ЭФП отдельных компонентов и содержания в них белка. Кроме того, под влиянием препарата у линии $4A^\alpha$ исчезают отдельные фракции, а у $5A^L$, наоборот,

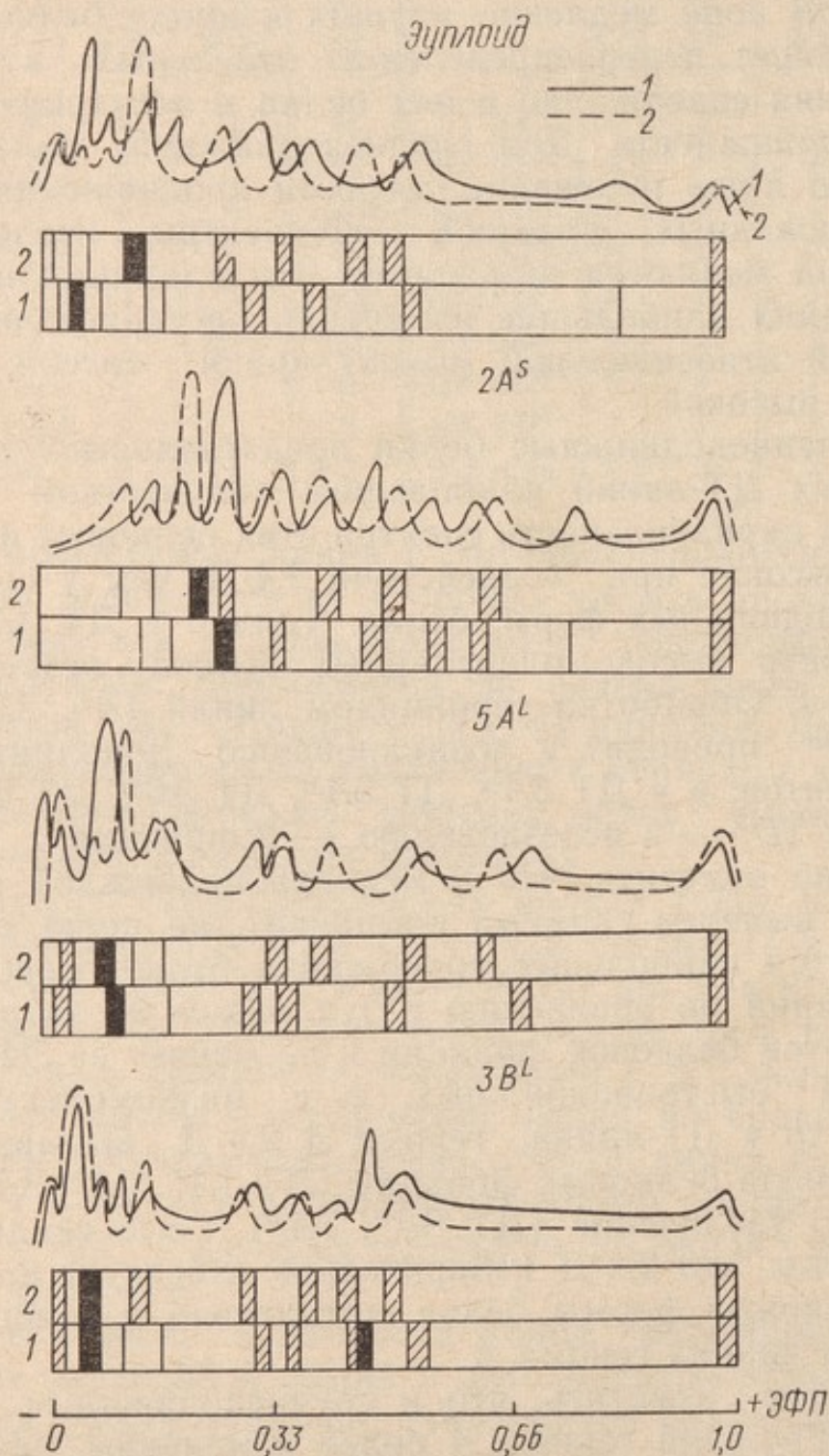
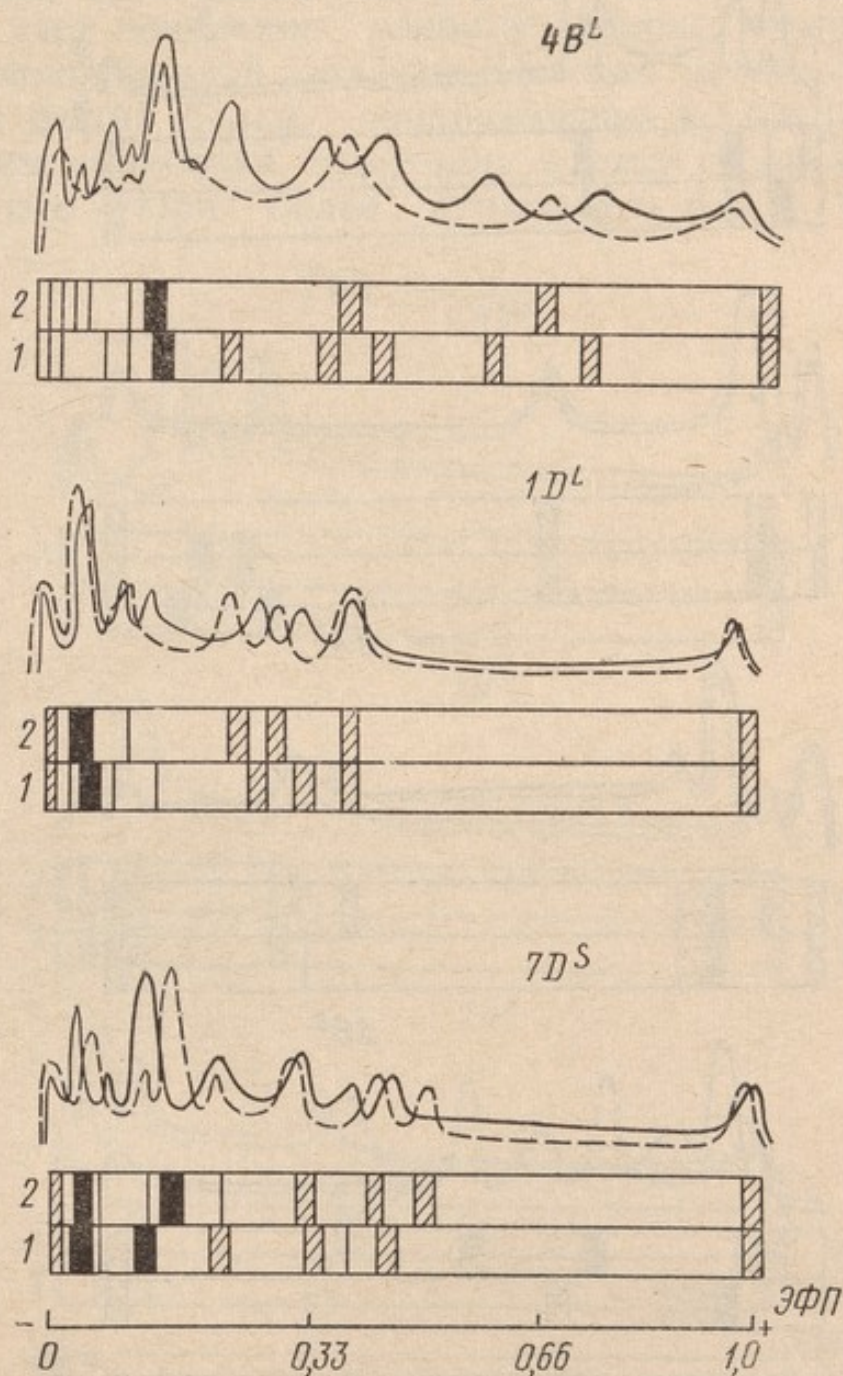


Рис. 9. Изменение электрофоретического спектра легкорастворимых
контроль,

появляются новые, не свойственные контрольным вариантам.

Анализ данных по ЭФ-спектру легкорастворимых белков в период цветения показывает, что и на более поздних этапах развития растений пшеницы гербицид индуцирует заметные изменения компонентного состава, однако выраженность их иная. Труднорастворимые белки характеризуются более бедным набором компонентов, число которых варьирует от 3 до 6. При этом большее количество изоформ сосредоточено в медленно подвижной зоне. Быстро движущиеся белки представле-



белков некоторых ДТ-линий пшеницы при воздействии 2,4-Д: 1 —
2 — 2,4-Д

ны одним компонентом и только у ДТ $5A^L$ в период ку- щения и у ДТ $4A^a$ в фазе цветения обнаружено по од- ной дополнительной фракции. На начальных этапах раз- вития эуплоида и линий $5A^L$, $4B^L$, $2A^S$ не выявлено белков с промежуточной подвижностью, у ДТ $6D^L$ про- явилось два среднеподвижных компонента, а у остальных изученных объектов — по одному (рис. 10). По мере роста растений пшеницы компонентный состав средне-

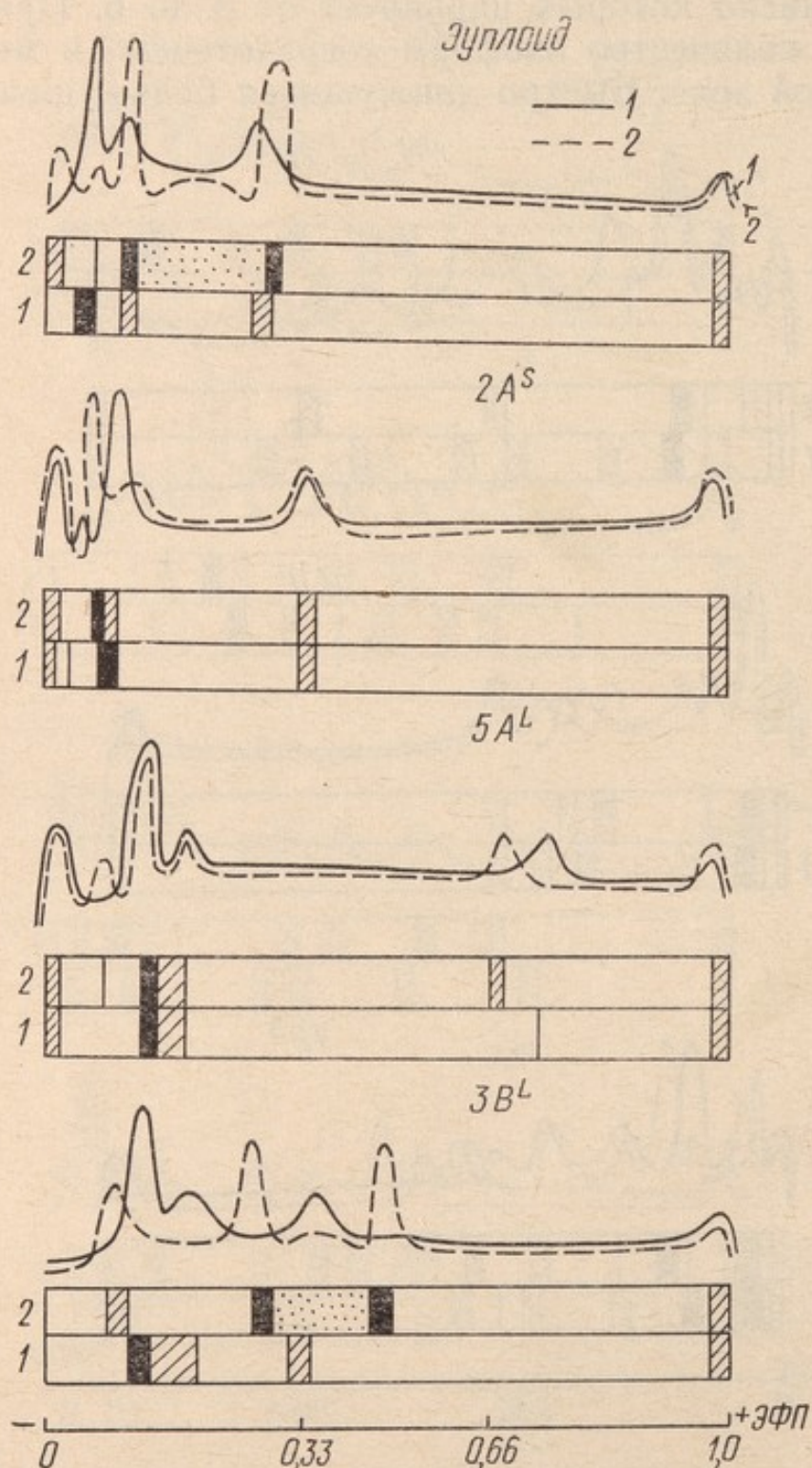
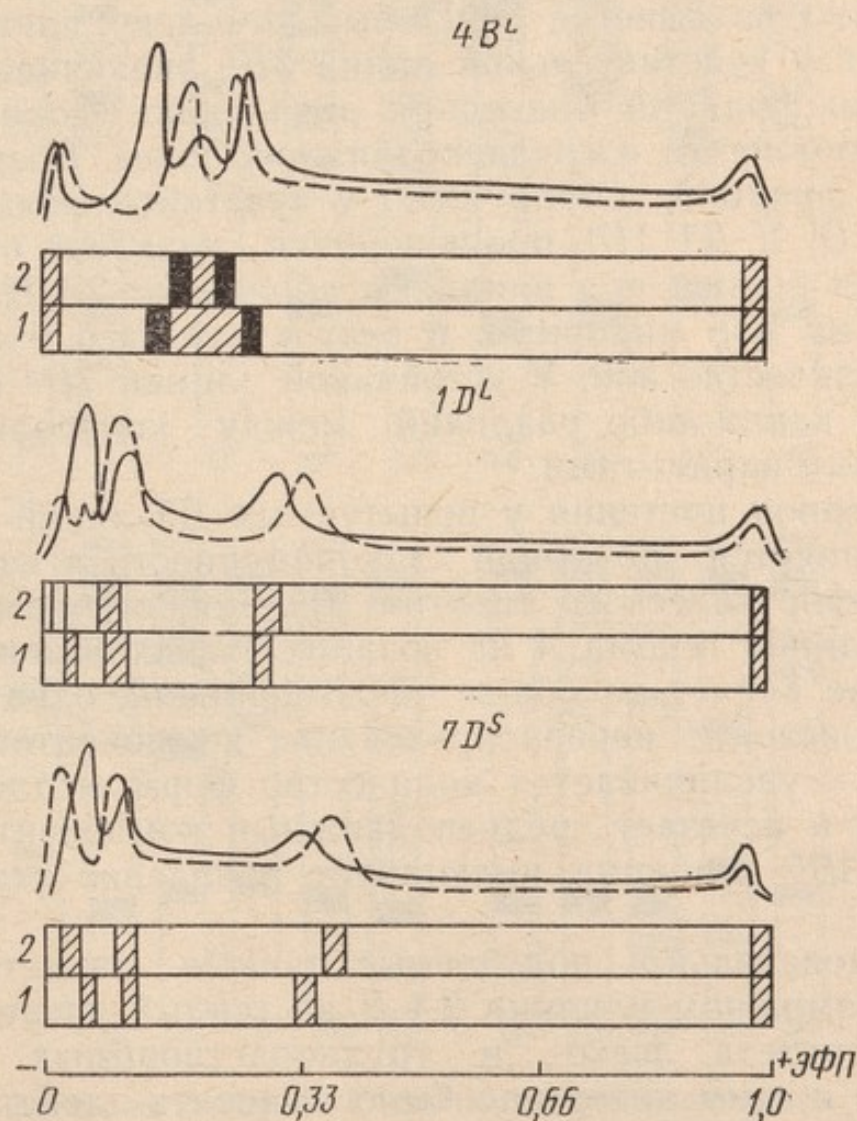


Рис. 10. Влияние 2,4-Д на электрофоретический спектр труднораство

подвижных белков значительно менялся. Ни у одной линии геномов *B* и *D* не найдены указанные формы белка, а из набора линий генома *A* они отсутствовали у ДТ 3А^α и 4А^α. У эуплоида в период цветения по сравнению с фазой кущения в среднеподвижной области появилась фракция в результате увеличения ЭФП одного из медленноподвижных компонентов.

После обработки 2,4-Д труднорастворимые белки также претерпевают изменения, причем степень их различна в зависимости от объекта и его реакции на гербицид. 2,4-Д приводит к увеличению белковых зон эуплоида за счет появления дополнительного компонента в медленноподвижной области. Помимо этого, слабоподвижная форма белка, обнаруженная в контроле, под влиянием обработки переходит в зону со средней подвижностью. При более продолжительном действии



римых белков ДТ-линий пшеницы. Обозначения те же, что на рис. 9

2,4-Д (фаза цветения) у эуплоида не было различий между контрольными и опытными вариантами.

У линий, обработанных 2,4-Д, наиболее сильные преобразования отмечены в группе высокомолекулярных белков, которые выражаются либо в изменении количества разделившихся компонентов, либо в сдвиге их ЭФП и содержания в них белка. Например, опытные растения ДТ-линии $2A^S$, устойчивые к 2,4-Д, не отличаются от контрольных числом компонентов, однако они распределяются по-разному, в то время как у линии $5A^L$, чувствительной к гербициду, происходят большие сдвиги в спектре труднорастворимых белков. У этой линии гербицид индуцирует появление дополнительной высокомолекулярной фракции белка и тормозит синтез низкомолекулярного компонента, вызывая при этом образование новой формы белка.

Из набора линий генома *B* у устойчивой линии $4B^L$ несколько изменяется ЭФП высокомолекулярных форм белка, а у чувствительной линии $3B^L$ увеличивается количество фракций благодаря появлению дополнительного компонента в среднеподвижной зоне. Возрастание числа фракций обнаружено у чувствительных линий генома *D*. У ДТ $1D^L$ проявившаяся недалеко от старта широкая полоса под влиянием обработки 2,4-Д распадается на две минорные, в результате чего увеличивается количество зон. У устойчивой линии $7D^S$ не обнаружено каких-либо различий между контрольными и опытными вариантами.

В период цветения у испытуемых ДТ-линий генома *D* сохраняется подобная закономерность в изменении электрофоретического спектра труднорастворимых белков. У линии генома *A* на поздних этапах развития гербицид не влияет на общее число фракций, однако у ДТ $2A^S$ происходит перераспределение компонентов между зонами — увеличивается количество форм медленноподвижных и исчезает среднеподвижный компонент. У ДТ-линии $3B^L$ гербицид индуцирует появление стартового белка.

Следовательно, полученные данные свидетельствуют о возможном влиянии 2,4-Д на генный уровень регуляции синтеза легко- и труднорастворимых белков. В связи с этим интересно было выяснить действие гербицида на ЭФ-спектр каталитически активных белков, поскольку известно сильное его влияние на активность

многих ферментов процесса дыхания. В наших опытах изучалась цитохромоксидаза (ЦХО).

Как видно из рис. 11, растения пшеницы характеризуются широким набором множественных форм ЦХО, при этом спектр фермента у исследуемых объектов количественно и качественно различается по фазам развития. В период кущения в листьях эуплоида идентифицировано 9 фракций, а у ДТ-линий — от 6 до 9. ДТ-линии $6A^{\alpha}$, $7A^L$, $5D^L$, $6D^L$ имеют одинаковое с эуплоидом число компонентов, картины же их перераспределения неодинаковы. Повышенной степенью гетерогенности отличаются высокомолекулярные белки. У эуплоида выявлено 6 высокомолекулярных форм ЦХО, у ДТ-линий число их колеблется от 4 до 7. Из всего набора линий наиболее богатый спектр у ДТ $5A^L$, $6A^{\alpha}$, $7A^L$, менее богатый — у ДТ $1A^L$, $4A^{\alpha}$, $5B^L$, $7B^L$. Отмечены и качест-

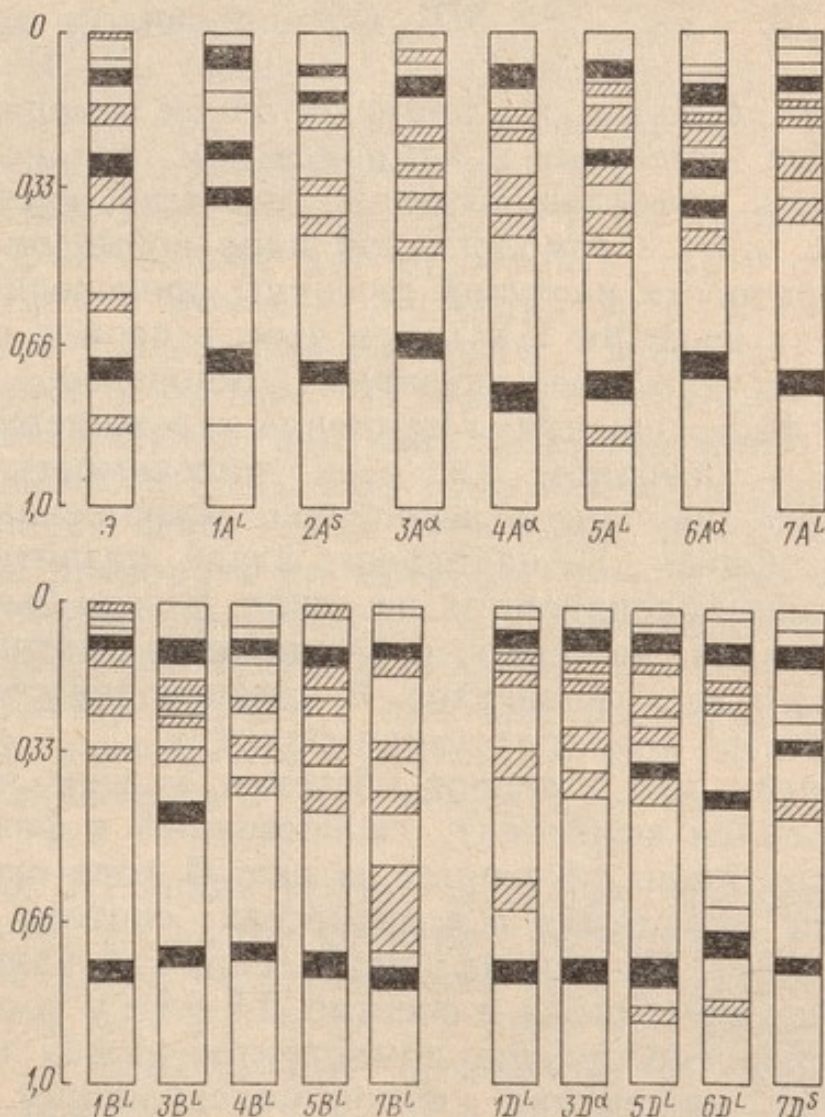


Рис. 11. Электрофоретический спектр цитохромоксидазы ДТ-линий пшеницы в фазе кущения: Э — эуплоид, 1—7 — гомеологические группы, A, B, D — геномы

венные различия в спектре фермента. Так, у эуплоида выявлены две формы ЦХО, с ЭФП 0,073 и 0,264, на долю которых приходится наибольшая часть активности. У всех изученных линий сохраняется компонент с ЭФП 0,073 и только у ДТ 1A^L, 5A^L, 6A^α, 7A^L остается компонент с ЭФП 0,274. Характерно, что в период кущения у всех линий, кроме 1B^L и 5B^L, не обнаружен белок, остающийся на старте. Низкомолекулярные белки эуплоида представлены двумя компонентами, а эта же группа белков ДТ-линий — одним. Только у ДТ 5A^L, ДТ 5D^L, ДТ 6D^L, как и у эуплоида, было по две изоформы, однако в контрольном варианте один из этих компонентов проявился в виде узкой полосы, а у ДТ-линий — в виде широкой и более подвижной.

У эуплоида и большинства изученных линий выявлено по одному среднеподвижному компоненту. У линий 3A^α, 4A^α, 5A^L, 6A^α, 7B^L, 5D^L, 6D^L проявилось по дополнительной фракции белка, а в спектре ДТ 1B^L вообще не найдено компонента с промежуточной подвижностью. Отмеченные изменения в компонентном составе ЦХО у исследуемых объектов вызваны, вероятно, отсутствием отдельных плеч в гомологичной паре хромосом.

По мере роста растений пшеницы происходит увеличение числа изоформ ЦХО, при этом в период цветения сохраняются наиболее активные компоненты, обнаруженные в фазе кущения. У эуплоида усложняется спектр фермента в основном за счет высокомолекулярных форм. Более широкие и интенсивно окрашенные полосы, характерные для начального этапа развития, в период цветения распадаются на узкие. В зоне быстropодвижных белков, наоборот, увеличивается активность и ЭФП одного из компонентов. В среднеподвижной области появляется дополнительная фракция.

Интересно, что в период цветения у всех линий на старте выявлен компонент, свойственный в фазе кущения спектру лишь некоторых из них. В ходе онтогенеза произошли изменения и в процессах синтеза тех или иных изоформ. Из набора линий генома А наибольшая перестройка произошла в спектре ДТ 6A^α, у которой отмечено перераспределение компонентов между зонами — уменьшение количества высокомолекулярных белков, увеличение низкомолекулярных, а белки среднеподвижной зоны вообще не выявлены. У остальных изученных линий генома А наблюдалось усиление гетерогенности

высокомолекулярных белков и рост ЭФП белков, расположенных в средней зоне. В группе низкомолекулярных белков у ДТ-линий $2A^S$ и $7A^L$ обнаружено по дополнительному компоненту.

Особенностью развития ДТ-линий геномов B и D является уменьшение количества молекулярных форм ферментов в области медленноподвижных и увеличение в зоне средне- и быстроподвижных, за счет чего возрастает число фракций. Исключение составляет линия $6D^L$, у которой, наоборот, наблюдается увеличение количества медленноподвижных и уменьшение быстроподвижных белков в результате только перераспределения. У этой линии в процессе онтогенеза остается постоянным общее число фракций.

Как видно из приведенного материала, степень гетерогенности молекулярных форм ЦХО на разных этапах развития растений пшеницы неодинакова. Изменения в ходе развития, вероятно, можно объяснить тем, что гены, ответственные за те или иные изоформы, функционируют дифференцированно во времени.

Под влиянием 2,4-Д в спектре ЦХО происходят сдвиги, которые зависят как от объекта, так и от времени, прошедшего с момента обработки (рис. 12). Через два дня после воздействия гербицида (период кущения) в компонентном составе фермента эуплоида выявлены лишь качественные различия, выражающиеся в изменении активности ЭФП двух высокомолекулярных (слабоподвижных) форм ЦХО. При более продолжительном действии препарата на эуплоид (фаза цветения) в белковом спектре проявляются и количественные изменения, отмеченные также в области медленноподвижных форм. Спектр фермента опытных растений уменьшается на два компонента в результате того, что две тонкие полосы сливаются в одну широкую, а одна вовсе исчезает.

Среди ДТ-линий генома A можно выделить представителей, в спектре которых число белков под влиянием препарата на протяжении всей вегетации не меняется — это ДТ $1A^L$ и $5A^L$. У этих же линий не обнаружены и качественные изменения в компонентном составе фермента. У ДТ $2A^S$ и $4A^S$ количество множественных форм фермента через два дня после воздействия 2,4-Д в опытных и контрольных вариантах одинаково, но в более поздние периоды гербицид способствует обра-

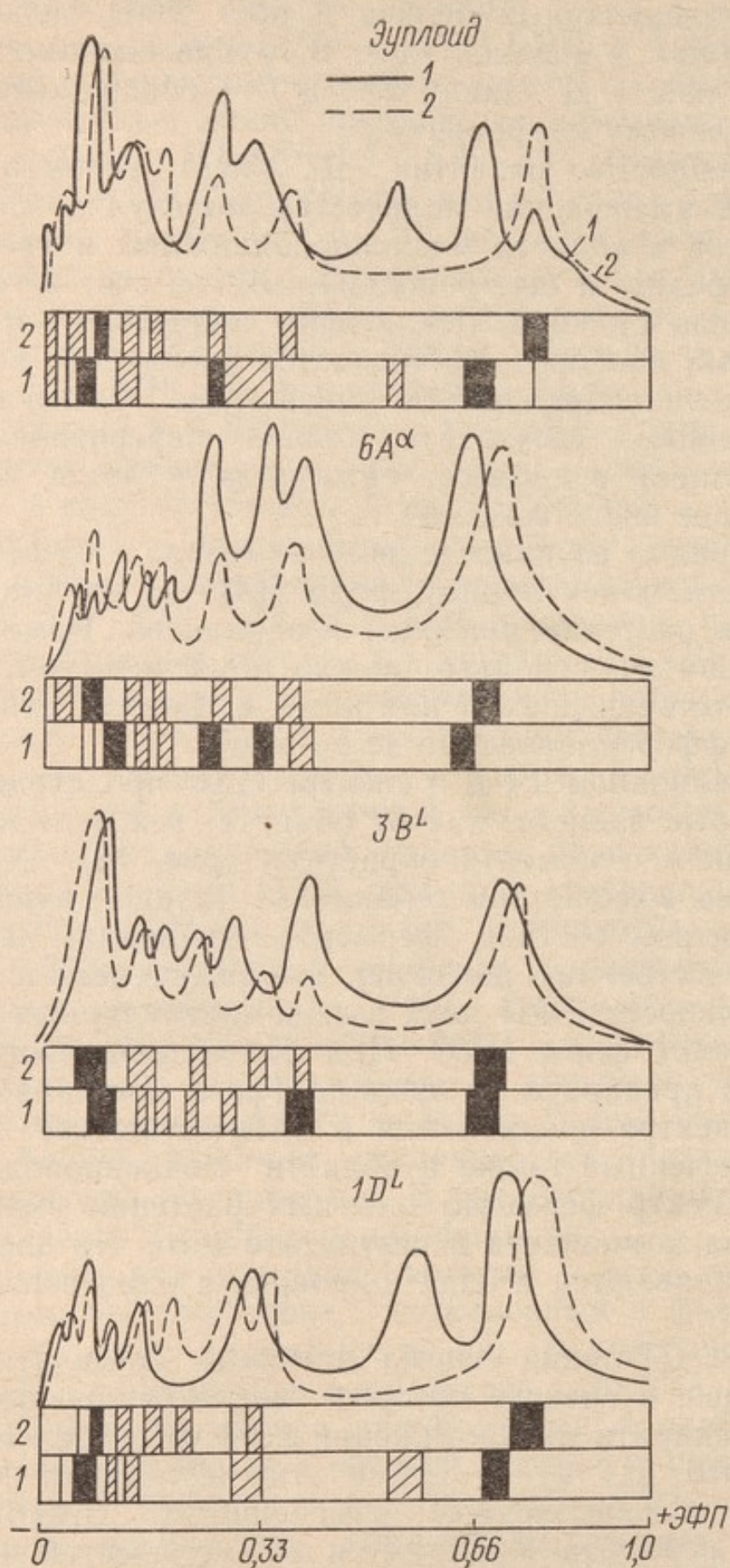


Рис. 12. Изменение электрофоретического спектра цитохромоксидазы ДТ-линий пшеницы в фазе выхода в трубку при воздействии 2,4-Д. Обозначения те же, что на рис. 9

зованию дополнительных фракций белка. У ДТ $2A^s$ появляются два компонента в среднеподвижной области, а у линии $4A^a$ — один в зоне быстроподвижных белков.

Наиболее сильные изменения в спектре ЦХО в результате обработки отмечены у остальных изученных представителей линий генома *A*. Например, у ДТ $3A^a$ кратковременное действие 2,4-Д способствует деградации одной среднеподвижной формы фермента, а более длительное, наоборот, увеличивает (на 2) количество быстроподвижных компонентов и вызывает переход отдельных слабоподвижных компонентов в зону со средней подвижностью. У ДТ $6A^a$ в период кущения наибольшей стабильностью отличаются быстроподвижные формы белка. Под влиянием гербицида у данной линии в эту фазу развития появляется дополнительный компонент в среднеподвижной зоне и уменьшается число слабоподвижных форм белка вследствие объединения двух малоактивных компонентов в один, более активный. В период цветения в спектре ЦХО ДТ $6A^a$ обнаружены значительные преобразования во всех зонах белка, различающихся подвижностью (рис. 13).

Среди линий генома *B* только у ДТ $1B^L$ во все периоды развития компонентный состав ЦХО опытных и контрольных вариантов не отличался. Во все сроки определения изменений в спектре фермента под влиянием 2,4-Д наиболее сильные сдвиги выявлены у ДТ $3B^L$ (см. рис. 13), в то время как у ДТ $5B^L$ и $7B^L$ они в большей мере характерны для периода цветения. Изменения, выявленные в результате обработки, проявляются как в индукции новых множественных форм ЦХО, так и в исключении из синтеза компонентов, заложенных в геноме растений. Кроме этого, гербицид влияет на активность и подвижность отдельных компонентов.

При обработке 2,4-Д растений пшеницы генома *D* происходят качественные и количественные изменения в компонентном составе ЦХО и степень этих изменений зависит от времени воздействия и особенностей испытуемого объекта. У линии $3D^a$ через 2 дня после обработки в медленноподвижной области исчезает один компонент и активная множественная форма фермента разделяется на две, менее активные. Благодаря этим изменениям опытные растения не отличаются от контрольных по количественному составу компонентов. В период цветения в спектре ЦХО этой линии отмечено

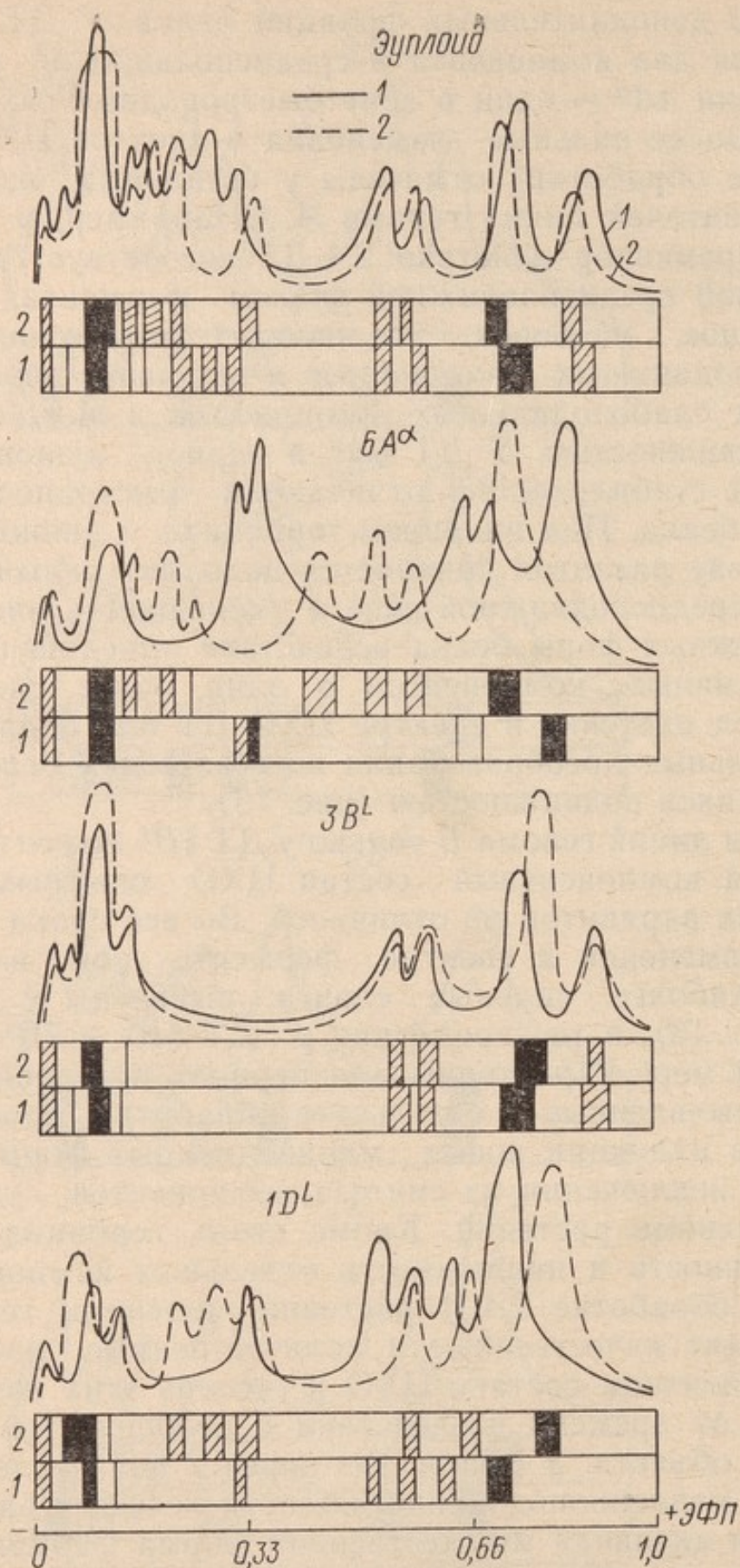


Рис. 13. Изменение электрофоретического спектра цитохромоксидазы ДТ-линий пшеницы в фазе цветения при воздействии 2,4-Д. Обозначения те же, что на рис. 9

выпадение одного высокомолекулярного компонента. У ДТ $1D^L$ и $5D^L$ (см. рис. 13) при кратковременном и длительном воздействиях препарата усложняется спектр фермента в результате появления новых компонентов в медленно- и среднеподвижных зонах, изменяется и соотношение отдельных разделившихся фракций. Менее существенно изменялся компонентный состав ЦХО у ДТ $6D^L$ и $7D^S$.

Следовательно, обработка растений пшеницы 2,4-Д вызывает неодинаковую степень изменчивости компонентного состава ЦХО у всех изученных объектов. Можно выделить представителей, компонентный состав фермента которых либо был постоянным, либо претерпевал изменения на том или ином этапе развития растений.

Обобщая все изложенное, можно заключить, что сдвиги качественного и количественного состава различных белков у ДТ-линий пшеницы при воздействии 2,4-Д свидетельствуют о влиянии гербицида на генный уровень регуляции синтеза легко-, труднорастворимых и каталитически активных белков. Доказательством такого заключения являются результаты изучения влияния 2,4-Д на содержание нуклеиновых кислот и активность соответствующих ферментов у тех же ДТ-линий пшеницы.

Изменение содержания РНК и ДНК, а также активности ферментов у растений пшеницы

Сравнительный анализ количественного содержания нуклеиновых кислот у эуплоидной формы и ДТ-линий, принадлежащих к геномам *A*, *B* и *D* (Хотылева и др., 1981), показывает значительные отклонения ДТ-линий от исходной формы (табл. 15). У ДТ $2A^S$, $3B^L$, $1D^L$, $7D^S$ в фазе полного кущения содержание ДНК намного выше, чем у эуплоида, в то время как у ДТ $5A^L$ — на уровне, а у линии $4B^L$ — несколько ниже, чем у эуплоида. Количество РНК также колеблется в больших пределах: у ДТ $5A^L$ и $1D^L$ оно гораздо выше контроля, у линии $4B^L$ несколько повышено, у остальных линий — $3B^L$, $7D^S$ и $2A^S$ — снижено, особенно у ДТ $2A^S$. Среди исследованных линий нет ни одной, у которой бы отношение РНК/ДНК было близко к исходной форме. У ДТ

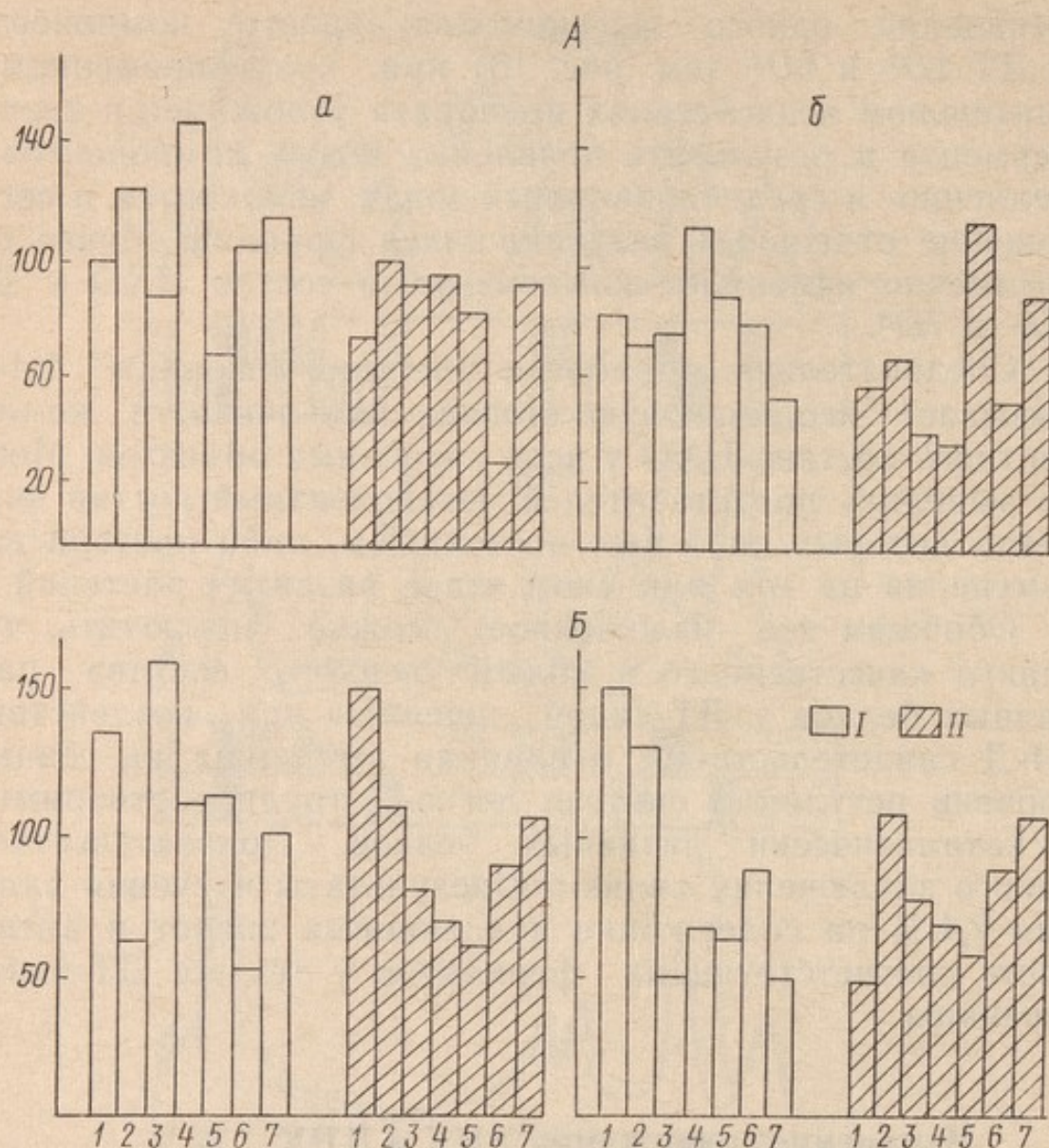


Рис. 14. Изменение содержания ДНК (А, мг%) и активности ДНК-азы (Б, 10^{-12} г ДНК/мг белка) у ДТ-линий пшеницы через 6 (а) и 48 (б) часов после обработки 2,4-Д: 1 — эуплоид, 2 — ДТ 2A^S, 3 — ДТ 5A^L, 4 — ДТ 3B^L, 5 — ДТ 4B^L, 6 — ДТ 1D^L, 7 — ДТ 7D^S; I — контроль, II — 2,4-Д

2A^S, 3B^L и 7D^S оно заметно снижено, у линий 5A^L, 4B^L и 1D^L резко повышено.

Активность РНК-азы неодинакова у исходной формы и ДТ-линий. Однако по этому показателю различия не так существенны: у ДТ 5A^L и 7D^S РНК-азная активность находится на уровне эуплоида, у ДТ 2A^S и 3B^L — несколько повышена (снижено и содержание РНК), а у ДТ 4B^L и 1D^L — снижена (у 1D^L это сопровождается значительным увеличением количества РНК). Активность ДНК-азы зависит от дефекта хромосом несколько сильнее, чем активность РНК-азы: только у линии 5A^L активность данного фермента выше контроля, у осталь-

ных ниже, причем у ДТ $2A^S$ и $1D^L$ она снижена почти в 2,5 раза.

По общему содержанию белка только линия $3B^L$ превосходит исходную форму. У ДТ $5A^L$, $4B^L$ содержание белка такое же, как у эуплоида, у остальных линий оно снижено и особенно резко у наиболее устойчивой линии $1D^L$ (см. табл. 15).

Если сопоставить данные наших биохимических исследований с цитологической картой ДТ-линий, то становится весьма явной зависимость количественных показателей нуклеинового обмена от наличия определенного плеча. Так, в геномах A и D изучались линии $1D^L$ и $5A^L$, у которых отсутствуют короткие плечи, а у $2A^S$ и $7D^S$ — длинные. При этом у линий $1D^L$ и $5A^L$ отмечено снижение количества ДНК и увеличение количества РНК. У ДТ $2A^S$ и $7D^S$ изменения происходят в обратном порядке — увеличивается количество ДНК и одновременно снижается количество РНК. Возможно, такие различия этих линий даже в пределах разных геномов свидетельствуют о том, что уменьшение количественного содержания ДНК и увеличение содержания РНК обусловлены отсутствием коротких плеч в хромосомах, а отсутствие длинных плеч вызывает противоположную реакцию. Это предположение справедливо и для активности ДНК-азы: она снижается при отсутствии длинного плеча и возрастает, если удалено короткое.

Под влиянием обработки 2,4-Д уже через 6 ч выявляются сдвиги в количественном содержании и в балансе нуклеиновых кислот, а также изменяется активность нуклеаз (рис. 14, 15). У эуплоида гербицид вызывает снижение количества ДНК при одновременном повышении ДНК-азной активности. Увеличивается активность РНК-азы, но к этому времени содержание РНК остается практически неизменным. Соотношение ДНК/РНК возрастает за счет снижения количества ДНК, однако белок сохраняется на уровне контрольного варианта. К 48 ч действия 2,4-Д наблюдается угнетение всех показателей нуклеинового обмена, особенно активности ДНК-азы и РНК-азы (почти в 3 раза). Баланс нуклеиновых кислот по-прежнему складывается в пользу РНК, т. е. ее содержание падает гораздо медленнее, чем ДНК. При этом резко возрастает количество белка (почти в 2 раза), что, видимо, является косвенным свидетельством того, что 2,4-Д сдвигает равновесие полисомы —

Содержание сухого вещества (г), белка (г/100 г сухого
и активность нуклеаз (мкг НК/мг белка)

Вариант	Сухое вещество	Белок	РНК
Эуплоид ($2n=42$)	$12,08 \pm 0,705$	$18,67 \pm 0,150$	$564,4 \pm 15,38$
ДТ $2A^S$	$11,12 \pm 0,602$	$16,93 \pm 0,103$	$435,2 \pm 12,44$
ДТ $5A^L$	$12,06 \pm 0,915$	$18,86 \pm 0,205$	$771,6 \pm 23,14$
ДТ $3B^L$	$11,83 \pm 0,120$	$19,80 \pm 0,098$	$506,9 \pm 19,31$
ДТ $4B^L$	$13,11 \pm 0,688$	$18,48 \pm 0,092$	$618,4 \pm 20,22$
ДТ $1D^L$	$14,93 \pm 1,25$	$13,83 \pm 0,170$	$921,5 \pm 31,44$
ДТ $7D^S$	$12,26 \pm 0,814$	$17,23 \pm 0,165$	$520,8 \pm 25,61$

рибосомы в сторону полисом как вследствие агрегации уже имеющихся рибосом, так и благодаря усилению синтеза S-рибосом (при этом может не затрагиваться синтез других РНК).

У линии $2A^S$ под влиянием 2,4-Д через 6 ч в количественном содержании ДНК и активности ДНК-азы происходят такие же сдвиги, как и у эуплоида, однако активность ДНК-азы при этом возрастает более интенсивно. Содержание РНК немного снижается на фоне неизменной активности РНК-азы. Так же, как и у эуплоида, баланс нуклеиновых кислот складывается в пользу РНК за счет преимущественного уменьшения количества ДНК, при этом содержание белков возрастает незначительно.

К 48 ч у линии $2A^S$ активность нуклеаз снижается, как и у исходной формы, но сниженное ранее содержание нуклеиновых кислот восстанавливается почти до уровня контроля. Содержание же белка падает до 87% по отношению к контролю. Следовательно, удаление длинного плеча в гомологичных хромосомах второй группы генома А влечет за собой значительные отклонения в ответной реакции на гербицид на уровне обмена нуклеиновых кислот, хотя на самых ранних этапах обнаруживается сходство в реакции ДТ $2A^S$ и эуплоида (на уровне ДНК).

У чувствительной к 2,4-Д линии $5A^L$ отсутствие короткого плеча в хромосомах пятой гомеологической

вещества), нуклеиновых кислот (мг %/100 г сухого вещества)
у ДТ-линий пшеницы в фазе кущения

ДНК	Соотноше- ние РНК/ДНК	Активность	
		РНК-азы	ДНК-азы
90,86±8,15	6,21	154,40±10,25	134,2±13,48
122,8±10,15	3,54	164,40±9,14	59,16±2,21
85,23±8,23	9,05	157,33±13,28	158,68±9,14
148,5±9,22	3,14	171,60±15,11	109,53±10,52
65,32±13,14	9,47	138,5±11,15	111,5±9,07
103,5±9,15	8,90	132,02±9,04	49,85±4,52
115,4±10,52	4,51	157,01±11,92	96,04±8,13

группы генома А приводит к тому, что отличия от эуплоида и от ДТ-линии 2A^s проявляются уже на ранних этапах действия гербицида. Именно у ДТ 5A^L через 6 ч содержание ДНК несколько возрастает, а активность ДНК-азы резко падает, количество РНК и активность РНК-азы также значительно снижаются.

Благодаря этим изменениям доля РНК в балансе нуклеиновых кислот уменьшается и этому сопутствует снижение количества белка. Уже к 48 ч отмечается торможение скорости накопления ДНК и некоторое увеличение активности ДНК-азы. Содержание РНК и активность РНК-азы по-прежнему очень отстают от контроля. Это сопровождается угнетением синтеза белка.

Таким образом, отсутствие короткого плеча в хромосомах пятой группы генома А оказывает более сильное влияние на продуктивность данной линии, что проявляется в более грубых и глубоких изменениях в обмене нуклеиновых кислот по сравнению с ДТ 2A^s и особенно с исходной формой.

Геном В в наших исследованиях представлен 2 линиями — ДТ 4B^L и 3B^L, у которых в соответствующих группах хромосом удалены короткие плечи. Следовательно, различия в изменениях нуклеиновых кислот под влиянием 2,4-Д будут определяться локализацией дефекта. Эти линии неодинаково реагируют на 2,4-Д и каждая из них отличается от эуплоида. У ДТ 3B^L 2,4-Д через 6 ч вызывает снижение содержания ДНК, РНК,

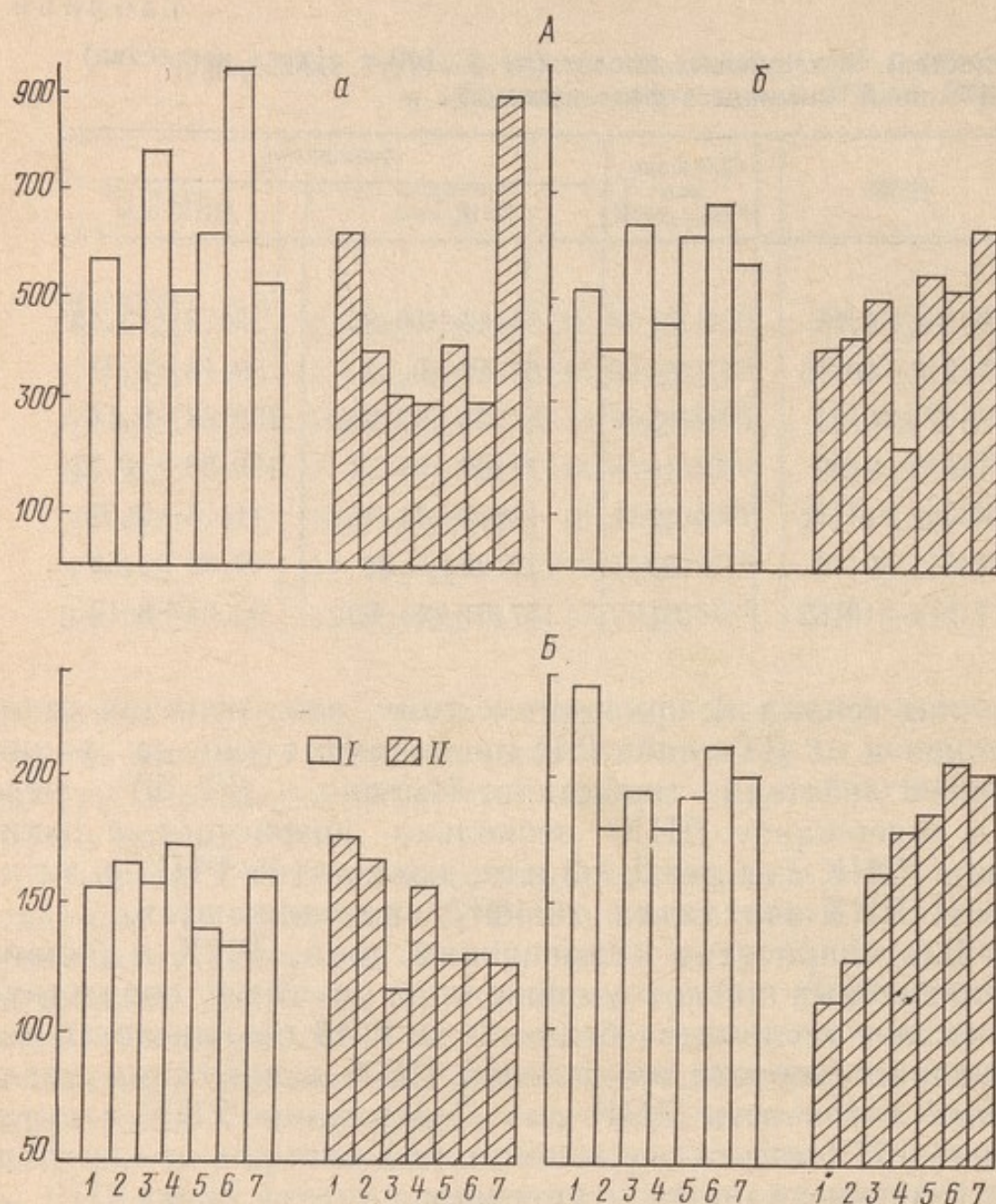


Рис. 15. Изменение содержания РНК (А, мг%) и активности РНК-азы (Б, 10^{-12} г РНК/мг белка) у ДТ-линий пшеницы при обработке 2,4-Д. Обозначения те же, что на рис. 14

активности ДНК-азы и РНК-азы, а также количества белка. К 48 ч изменения, связанные с ДНК, РНК и белком, усиливаются, однако нуклеазная активность почти восстанавливается. У линии 4В^Л к 6 ч происходят изменения, сходные с 3В^Л на уровне РНК, РНК-азы, ДНК-азы и белка, но возрастает количество ДНК. Увеличение содержания ДНК более выражено к 48 ч действия гербицида, при этом разница между контрольным и опытным вариантом по таким показателям, как РНК, нуклеазы, белок, значительно уменьшается, в то время

как у линии $3B^L$ отмечена обратная закономерность. Приведенные данные свидетельствуют о том, что характер изменений в нуклеиновом обмене у изученных линий генома B зависит от группы гомологичных хромосом, в которых локализуется нарушение.

В целом же геном B по характеру изменений, как и по устойчивости к 2,4-Д, ближе к чувствительной линии $5A^L$, у которой также отсутствует короткое плечо, однако у данного генома чувствительность к нему выражена наиболее интенсивно. Линии $1D^L$ и $7D^S$, у которых отсутствуют короткие и длинные плечи соответственно, также отличаются друг от друга и от эуплоида по реакции на 2,4-Д.

Через 6 ч 2,4-Д вызывает у обеих линий снижение содержания ДНК и повышение активности ДНК-азы, что наблюдалось у эуплоида и ДТ $2A^S$. Если учесть, что линии генома D близки по устойчивости к гербициду к линии $2A^S$ и эуплоиду, то, возможно, этим можно объяснить их сходную реакцию, связанную со сдвигами на уровне ДНК и ДНК-азы. Однако у ДТ $1D^L$ отмечена более высокая степень угнетения активности ДНК-азы и снижения содержания ДНК. У обеих линий одновременно падает и активность РНК-азы, но у ДТ $1D^L$ этому сопутствует и резкое снижение количества РНК, в то время как у линии $7D^S$ происходит значительное накопление РНК, а содержание белка уменьшается.

К 48 ч у ДТ $1D^L$ сохраняется пониженное количество ДНК, РНК и тормозится активность ДНК-азы. Активность же РНК-азы восстанавливается до уровня контроля. Одновременно у ДТ $7D^S$ количество ДНК увеличивается на фоне несколько повышенной ДНК-азной активности. Активность РНК-азы, как и у линии $1D^L$, восстанавливается, однако содержание РНК остается выше контрольного, но это менее выражено, чем при 6-часовом действии 2,4-Д. Такие изменения в количественном составе нуклеиновых кислот приводят через 48 ч к резкому снижению содержания белка у ДТ $1D^L$ и значительному повышению его у ДТ $7D^S$.

Таким образом, полученные нами данные могут служить подтверждением тому, что устойчивость растений яровой пшеницы к 2,4-Д определяется геномом растительного организма, причем эту связь можно выявить на уровне обмена нуклеиновых кислот на ранних этапах действия 2,4-Д. Так, у устойчивых линий $2A^S$, $1D^L$,

7D^s и у эуплоидной формы после 6-часового воздействия 2,4-Д отмечается резкое снижение количества ДНК и возрастание активности ДНК-азы, в то время как у чувствительных линий 5A^L, 3B^L и 4B^L наблюдается обратная зависимость. У самых устойчивых линий — 2A^s и 1D^L — и у эуплоида характер изменений совпадает до 48 ч. Это свидетельствует о том, что биохимические процессы, лежащие в основе устойчивости к действию 2,4-Д, включаются уже на ранних стадиях действия и у устойчивых форм схожи. В то же время дальнейшее развитие гербицидного действия 2,4-Д на уровне обмена веществ и в фенотипе у разных линий проявляется по-своему и, несомненно, далее определяется хромосомными различиями.

Глава 3

КУЛЬТУРА ИЗОЛИРОВАННЫХ ТКАНЕЙ КАК МОДЕЛЬНАЯ СИСТЕМА ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ГЕНЕТИЧЕСКОГО КОНТРОЛЯ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ У ПШЕНИЦЫ

Метод культуры изолированных тканей и клеток высших растений нашел широкое применение в самых различных областях биологической науки. Это обусловлено прежде всего большей простотой тканевых и клеточных моделей по сравнению с целым организмом, возможностью контролировать и изменять в нужном направлении метаболизм, рост и развитие культур, условия их выращивания.

Способность тканей и клеток при определенных условиях давать начало интактному растению позволяет осуществлять переход с клеточного уровня на организменный и обратно, наблюдать и изучать процессы дифференциации и дедифференциации. Не случайно поэтому одной из первых областей использования метода культуры тканей была физиология морфогенеза растений (Бутенко, 1964).

В последнее время этот метод находит применение и для изучения генетических аспектов данного вопроса. Особенно перспективным представляется использование культуры изолированных тканей пшеницы. Наличие наборов моносомных, нуллисомных и ДТ-линий, аллоплазматических гибридов (цитоплазматически замещенных линий), возможность использования диких видов, имеющих геномы, входящие в состав сложного генома мягкой пшеницы, делает ее исключительно ценным объектом генетического анализа.

Однако исследования по культуре тканей пшеницы, как и многих других растений семейства злаковых, пока еще немногочисленны. Это объясняется рядом трудностей, с которыми приходится сталкиваться при работе с тканями этих растений, а также недостаточной изученностью особенностей индукции и поддержания куль-

тур, потребностей их в элементах питательной среды, поведения клеток в условиях *in vitro*, вопросов получения и исследования растений-регенерантов. Поэтому работа в данном направлении представляет несомненный интерес.

Первое сообщение по культуре тканей пшеницы относится к 1962 г. R. D. Milholland (1962) получал каллюс из ткани щитка семян пшеницы сорта *Little Club* на среде в присутствии 2,4-Д, α -нафтилуксусной кислоты (НУК), кокосового молока и пантотената кальция. Культура была использована для изучения инфекции хлебной ржавчины.

E. J. Trione et al. (1968) испытали 20 различных питательных сред на 13 сортах пшеницы с целью выявления оптимальных условий получения каллюсной культуры. Лучшие результаты получены на модифицированной среде Д Хильдебрандта. Среди исследованных сортов по интенсивности каллюсообразования выделялась пшеница сорта *Baart*. Каллюс получали из зародышевых корешков и интеркалярных меристем. Культура успешно поддерживалась путем пересадок на свежую питательную среду в течение двух лет (в некоторых случаях четырех лет). При переносе на среду Торри и Райнерта, а также на среду Д с НУК наблюдали обильное корнеобразование из каллюса. Пролиферация клеток в жидкой среде была значительно слабее, чем на агаризованной.

R. P. Warick, W. H. Fuchs (1968) инициировали каллюсную ткань из корней прорастающих на среде с 2,4-Д семян. Используемые авторами среды (Уайта, Хильдебрандта с добавкой витаминов, дрожжевого экстракта, гидролизата казеина и др.) не обеспечивали мощного роста каллюса. Органогенеза не наблюдали. O. L. Gamborg, D. E. Eveleigh (1968) получали суспензионную культуру пшеницы *T. monosocum*, *T. vulgare* и ячменя из секций корней проростков и корневого каллюса. При переносе первичного каллюса на жидкую среду наблюдали образование корней. Были выделены линии с пониженной способностью к ризогенезу. Тенденция к дифференциации усиливалась при замене 2,4-Д другими ростовыми регуляторами — β -индолилуксусной кислотой (ИУК) и НУК. После нескольких пассажей способность к корнеобразованию угнеталась.

T. Shimada et al. (1969) изучали индукцию каллюса,

органогенез из каллюса и суспензионную культуру клеток пшеницы *T. monococcum*, *T. dicoccum*, *T. aestivum*. Для инициации каллюса использовали различные концентрации 2,4-Д (от 1 до 10 мг/л) или ИУК (50 мг/л). Хорошо поддерживали рост каллюсной ткани 2,4-Д (0,5—0,2 мг/л), гидролизат казеина (1 г/л), кокосовое молоко (1%), добавленные к основной среде (среде Уайта). Корнеобразование наблюдали на средах с концентрацией 2,4-Д 0,5 мг/л и ниже.

В шести случаях удалось индуцировать стеблевой органогенез, при этом ни один из использованных ростовых регуляторов не оказывал специфического влияния на дифференциацию стеблей. Получены два растения-регенеранта, которые почти не отличались от нормы ни морфологически, ни по числу хромосом, ни по фертильности. Каллюсы мягкой пшеницы состояли как из эуплоидных (40%), так и анеуплоидных клеток. Большинство анеуплоидных клеток имело 42 ± 3 хромосомы. Лишь однажды встретилась клетка с числом хромосом, равным 84. Получена суспензионная культура клеток. При высеве фильтрата клеточной суспензии на поверхность агаризованной среды образовалось несколько колоний, которые росли очень медленно и в конце концов погибли.

В указанных работах как бы намечена программа дальнейших исследований культуры тканей пшеницы. Большинство последующих сообщений строится приблизительно по такому плану: получение каллюса по возможности у широкого набора сортов и видов, изучение влияния типа эксплантата на интенсивность каллюсообразования, подбор оптимальной питательной среды, цитогенетические и цитолого-анатомические наблюдения, индукция органогенеза, попытки реставрации из каллюса растений-регенерантов, получение суспензионной культуры.

L. Carofali (1972) помещал на агаризованную среду с 2 мг/л 2,4-Д и 0,1 мг/л кинетина фрагменты корешков *T. vulgare* сорта *Rex*. Инкубация проводилась при 23 °C. На месте среза образовывался каллюс, который поддерживали путем субкультивирования длительное время. Эта каллюсная культура со временем дифференцировалась в массу мелких корней.

R. Caramiello (1974) получала каллюсную культуру из зародышей семян пшеницы. Для инициации каллюса

использовалась высокая концентрация ауксинов, которая была несколько снижена с целью успешного культивирования ткани. При переносе каллюса на среду с низким содержанием ауксинов происходила дифференциация корней и изредка стеблей. Отмечена высокая гистологическая гетерогенность каллюсной ткани: выделены группы меристематических, пропаренхимных, проваскулярных и васкулярных клеток.

W. F. Sheridan (1973, 1974) изучал условия инициации и культивирования пшеницы (сорт Чайниз Спринг), ржи и гибрида между ними. Удалось получить хорошо растущий каллюс из стеблевых сегментов проростков на среде Линсмайер — Скуга с 2,4-Д, а также при замене 2,4-Д на НУК (10 мг/л). Культуру выращивали на 27 различных комбинациях сред. Лучший рост был на среде Линсмайер — Скуга с казаминовыми кислотами, худший — на среде Уайта. В первом случае дрожжевой экстракт ингибировал рост культуры, во втором — слегка стимулировал. При концентрациях сахарозы 2, 4, 6% разница в приросте была незначительной. Среди трех видов каллюса (пшеницы, ржи и гибрида) лучше всего рос каллюс пшеницы, хуже всего — ржи. Дифференциацию стеблей из каллюса не наблюдали, лишь в отдельных случаях происходило образование корней.

M. Singh, T. M. Widholm (1976) получали каллюсную культуру из семян и корешков пяти сортов яровой, трех сортов озимой мягкой пшеницы и одного сорта *T. durum*. Из четырех вариантов сред наиболее подходящей для роста каллюса оказалась среда Мурасиге — Скуга (без глицина, никотиновой кислоты и пиридоксина, концентрацию тиамина увеличивали вдвое, добавляли 10 мг/л 2,4-Д) и среда В-5 Гамборга с 2 мг/л 2,4-Д и гидролизатом казеина. Из каллюсной культуры получали суспензионную, однако рост ее был очень медленным. Удалось реставрировать несколько растений-регенерантов из первичного каллюса. Способность к стеблевому органогенезу утрачивалась через 20 дней культивирования. Позднее дифференцировались только корешки.

Большой интерес представляют работы индийских ученых, посвященные получению и изучению культуры изолированных тканей пшеницы, а также кукурузы, риса и сорго. Так, в сообщении A. F. Mascarenhas et al. (1975 a) описана методика инициации и длительного

(в течение 4—8 лет) субкультивирования каллюса. Отмечено прогрессивное увеличение скорости роста культуры. Показано, что в ходе инкубирования происходит постепенное замещение каллюсной ткани корнями. При переносе каллюса с агара на жидкую питательную среду того же состава культура пшеницы растет только как масса корней. При обратном переносе происходит дедифференциация корней в каллюс. Корневую культуру тоже поддерживали путем периодического пассирования в течение 3—5 лет.

В работе R. R. Hendre et al. (1975) сообщаются данные о влиянии состава среды и разных добавок на рост каллюса. Приведены кривые роста культур: отмечен лаг-период, за которым следует период более быстрого роста. Определены оптимальные размеры эксплантата, концентрация агара, оптимальная температура и pH. Опробовано несколько вариантов сред (Мурасиге — Скуга, Смита, Уайта, Кнопа, среда Д Хильденбрандта), из которых наиболее подходящей для пшеницы оказалась среда Уайта с увеличенным в десять раз уровнем витаминов группы В. Изучено влияние различных ауксинов на рост культуры. НУК в концентрации 10 мг/л оказывала довольно значительный стимулирующий эффект. Кинетин, зеатин, гибберелловая кислота, инозит, дифенилмочевина и кокосовое молоко были индифферентны.

А. Ф. Mascarenhas et al. (1975 в) охарактеризовали корневую культуру пшеницы, кукурузы и сорго, полученные при переносе каллюса с агара в жидкую среду. Статья А. Ф. Mascarenhas et al. (1975 с) посвящена изучению органогенеза в культуре тканей. Подробно обсуждается явление превращения каллюсной культуры в корневую при переносе из агаризованной среды в жидкую и, наоборот, корневой культуры в каллюс при перемещении ее на агар. Этот процесс наблюдали в течение пяти лет культивирования. Корнеообразование происходило на жидкой среде, сходной по составу с той, на которой инкубировали каллюс. Снижение концентрации 2,4-Д и добавка гибберелловой кислоты стимулировали этот процесс. Абсцизовая кислота значительно ингибировала корнеообразование, не оказывая влияния на рост каллюса на агаре.

Проводились эксперименты по получению растений-регенерантов. Описана методика регенерации пророст-

ков из эксплантатов основания мезокотилия. В ходе длительного культивирования способность к дифференциации утрачивалась. Удалось, однако, реставрировать из каллюса пшеницы с остатками мезокотилия, прошедшего 12 пассажей, несколько проростков, а из них — взрослые растения. Было получено около 70 семян. Среди семенного поколения наблюдалась значительная вариабельность по числу, общей и средней массе семян.

J. F. O'Hara, H. E. Street (1978) получали каллюсную культуру из зародышей зрелых и незрелых семян, из узлов стебля, интеркалярных меристем и стержня колоса, используя среды Мурасиге — Скуга и Грина — Филлипса с 1—2 мг/л 2,4-Д. Из сегментов листа каллюс получить не удалось. Отмечена роль генотипа в процессах каллюсообразования. Наиболее интенсивно росла культура *T. dicoccum*, несколько хуже *T. monoccum* и различных сортов *T. aestivum*, самый низкий выход сырой массы наблюдали у *Ae. speltoides* и *Ae. squarrosa*. Каллюс, полученный из зародышей зрелых семян и сегментов стебля, поддерживали путем субкультивирования три года. При этом в отличие от данных A. F. Mascarenhas et al. (1975 a) наблюдали постепенное снижение интенсивности роста культуры. Описаны процессы корне- и стеблеобразования из каллюса на среде без 2,4-Д. Стеблевой органоогенез происходил изредка, лишь в первых пассажах. Увеличить выход растений-регенерантов с помощью различных гормональных добавок не удалось. Морфогенетические потенции культур, иницированных из зародышей различной зрелости (от 9 до 25 дней после опыления), имели близкие значения.

G. Gosch-Wackerle et al. (1979) получали каллюс из незрелых стержней колоса (R-каллюс), зародышей (E-каллюс) и семян (S-каллюс) пшеницы *T. monoccum*, *T. longissimum*, *T. speltoides*, *T. tauschii*, *T. turgidum*, *T. timopheevii*, *T. aestivum* (сорт Чайниз Спринг). По способности образовывать каллюс изучаемые виды пшениц почти не различались. Не обнаружена также достоверная корреляция между уровнем ploидности и скоростью роста каллюса. Наиболее подходящим эксплантатом для индукции каллюса были незрелые зародыши (частота 95%), затем стержни колоса (70%) и семена (15%). На среде без гормонов наблюдали интенсивное корнеобразование, особенно из R-каллюса. Эта закономерность сохранялась при субкультивировании.

На среде с ИУК и зеатином на свету наблюдали дифференциацию стеблей. Выход растений-регенерантов снижался по мере увеличения возраста культур. Частота стеблеобразования из *E*- и *S*-каллюса выше, чем из *R*-каллюса. Освещение оказывало благоприятное влияние на стеблевой органогенез. Авторы провели микроскопическое исследование каллюса. Двухнедельный каллюс представлял собой массу недифференцированных удлинённых вакуолизированных клеток. Никаких меристематических центров на этой стадии обнаружено не было. Лишь к концу периода инициации каллюса иногда наблюдали эмбриоподобные структуры и стебли. В результате исследований сделали вывод о развитии стеблевых и корневых инициалей из недифференцированных каллюсных клеток.

F. J. Novak et al. (1978) получали каллюсную культуру из зародышей зрелых семян десяти линий мягкой пшеницы. Установлено, что линии заметно различались между собой по интенсивности каллюсообразования на разных средах. Высказывается предположение о наличии генетического контроля каллюсного роста и взаимодействия генотип — гормон. Была получена суспензионная культура клеток. Авторы, так же как и A. F. Mascarenhas et al. (1975 a), наблюдали обратное замещение клеток корнями при помещении культуры в жидкую среду и превращение корней в каллюс при переносе на агаризованную среду того же состава. Подсчитывали число хромосом в клетках 13-месячных каллюсных культур двух линий. Количество хромосом колебалось от 21 до 84. Диплоидный набор ($2n=42$) имели 38,9% клеток линии «Юбилейная 50» и 48,5% — линии «Краних», т. е. вторая линия была цитологически более стабильной. При этом у нее наблюдался и более низкий прирост каллюсной массы.

Вопросы цитогенетики культуры тканей пшеницы подробно рассматриваются в работах японских ученых. Установив, что хромосомный состав клеток каллюсной ткани пшеницы значительно варьирует (хотя не так сильно, как, например, у табака), они решали следующие вопросы: 1) есть ли хромосомы, которые утрачиваются либо дублируются чаще других; 2) имеются ли гены, контролирующие хромосомный состав, и где они локализованы; 3) какова роль активности центромер в создании вариабельности хромосомного состава. Для

этой цели использовались ДТ-линии мягкой пшеницы Чайниз Спринг, линии с нестабильными телоцентрическими хромосомами, моно-, нуллисомики и др.

T. Shimada (1971) изучал хромосомный состав каллюсных клеток, полученных из корней и завязей пшеницы, а также эффект длительного субкультивирования и влияния некоторых добавок на число хромосом в каллюсных клетках. У мягкой пшеницы хромосомный состав клеток каллюса, инициированного из корней (длительность культивирования 2—4 года) и завязей, почти не различался. В обоих случаях преобладали диплоидные клетки (40—50%). Также не различались по числу хромосом каллюсные клетки, полученные из корней *T. dicoccum*, культивируемые на среде с гидролизатом казеина и на среде, содержащей кинетин, аденинсульфат и 2,4-Д.

В сообщении Н. Asami et al. (1972) показано, что в каллюсных клетках анеуплоидных линий пшеницы число хромосом изменяется значительно сильнее, чем у эуплоида ($2n=42$): у нулли-5B-тетра-5D — от 24 до 86 хромосом с модой 40 (32%), у ДТ 5A^L — от 27 до 126 с модой 42 (52%), у ДТ 5B^L — от 28 до 82 с модой 42 (58%), у ДТ 5D^L — от 35 до 84 с модой 42 (68%) хромосомы. Каллюсные клетки контроля — эуплоида пшеницы сорта Чайниз Спринг — были в основном диплоидными. Т. Shimada et al. (1974) обнаружено также, что в ходе культивирования каллюса линии нулли-5B-тетра-5D пшеницы сорта Чайниз Спринг образуются телоцентрические хромосомы (у 20% обследованных клеток сохранилась одна телоцентрическая хромосома, у 2% — две). Это происходит, по-видимому, в результате потери центромера во время митотических делений каллюсных клеток.

Н. Asami et al. (1975) подсчитали телоцентрические хромосомы в каллюсных клетках ДТ-линий пятой гомеологической группы. Их число варьировало от одной до восьми. Так, у ДТ 5A^L гиподиплоидные клетки содержали одну телоцентрическую хромосому, все диплоидные клетки — две, почти все гипердиплоидные — от двух до четырех. Следовательно, количество телоцентрических хромосом в основном увеличивалось пропорционально росту общего числа хромосом. У ДТ 5B^L и ДТ 5D^L хотя и отмечены другие типы варьирования числа телоцентрических хромосом, однако значительной тен-

денции к их увеличению или уменьшению не наблюдалось.

М. Okamoto et al. (1975) изучали хромосомный состав каллюсных клеток линий тетра-5А, тетра-5В и тетра-5D пшеницы сорта Чайниз Спринг. У клеток линии тетра-5А количество хромосом колебалось от 38 до 80 с модой 44 (76%), у тетра-5В — от 36 до 88 с модой 44 (62%), у тетра-5D — от 39 до 65 с модой 44 (72%). Увеличение дозы 5В-хромосом вызывало центромерную нестабильность, а также разрывы и воссоединение хромосом, что приводило к появлению телоцентрических и дицентрических хромосом.

Работы N. Inomata et al. (1975, 1976) посвящены изучению поведения телоцентрических хромосом с различной центромерной активностью в каллюсной культуре. С этой целью исследовали три линии пшеницы сорта Чайниз Спринг, обладающие происходящими из хромосомы 3В нестабильными телоцентрическими хромосомами $3BS_1$, $3BS_4$, $3BS_8$. Установлено, что наиболее неустойчивым является короткое плечо $3BS_1$ — оно терялось чаще других, причем самыми непостоянными были гиподиплоидные клетки линии $3BS_1$. Длинное плечо $3BS_8$ было более стабильным, чем у линии $3BS_1$ и $3BS_4$. В каллюсной культуре хромосома $3BS_8$ была менее устойчива, чем $3BS_4$, хотя в естественных условиях стабильность этих хромосом была почти одинаковой. Методики культивирования изолированных тканей пшеницы находят применение для решения самых разнообразных вопросов.

I. Farmer, P. E. Lee (1978) изучали ультраструктуру каллюсной ткани *T. durum*, инфицированной вирусом полосатой мозаики (WSMV). Каллюс получали из сегментов листа, расположенных вокруг меристематических узлов трехнедельных проростков. Показано, что каллюсная ткань состоит из дискретных групп клеток: молодых в центре и более старых на периферии. Электронномикроскопическое исследование позволило обнаружить многочисленные плазматесматические связи молодых клеток. Отмечено, что по мере старения цитоплазма клеток становится менее контрастной и появляется большая центральная вакуоль. Частицы вируса наблюдали в избытке как в ядре, так и в цитоплазме инфицированных каллюсных клеток. Однако изменений в ультраструктуре обнаружить не удалось.

L. Erdei et al. (1982) использовали культуру тканей для изучения генетических факторов, контролирующих мембранные процессы. Для этого необходимо получение мутантных клеточных линий, стабильно различающихся по свойствам мембран. У растений таких линий не оказалось. Авторам работы удалось выделить из культуры пшеницы *T. thoposossit* спонтанную мутантную клеточную линию, устойчивую к диметилсульфоксиду (ДМСО). При этом она имела существенно отличающиеся от контроля свойства мембран, которые сохранялись после 6 мес выращивания культуры на среде без ДМСО.

А. Г. Четвериков и др. (1979) с помощью каллюсной культуры пшеницы, полученной из зародышей и пыльников, исследовали процесс фотосенсибилизированного образования свободных радикалов и пигментов. При облучении каллюса стробоскопическим светом, отфильтрованным от ультрафиолета, с числом импульсов в 12 тыс. наблюдалась стимуляция роста и морфогенеза.

В нашей стране впервые каллюсная культура пшеницы была получена М. Н. Прохоровым с сотр. (1974). В качестве эксплантатов брали почки, зародыши с каплей эндосперма, семена в стадии молочной спелости, зародыши зрелых семян. Испытывали ряд сортов и видов пшениц, а также тритикале и дикие формы (Аврора, Безостая 1, Степная 135, Кубанка 3, Коу, Капли, линии *T. aestivum* var. *lutescens* (Э-521 и Э-526), гексаплоид «Грузия», К-050560, тритикале АД 5/1 и АД-20, *T. timopheevii*, *Aegilops*). Использовали среды Мурасиге — Скуга с 2% сахарозы (основной состав) и добавкой 2,4-Д (2—6 мг/л), ИУК, кинетина или аденина (не более 1 мг/л), а также дрожжевого экстракта, гидролизата казеина, лиофилизированного эндосперма из семян пшеницы и др. Каллюсообразование происходило в среднем в 20% случаев. После 2—3 пассажей отмечена остановка в росте.

Так как рост каллюса в основном был слабым, в дальнейшем несколько модифицировали методику. В качестве эксплантатов использовали зародыши с частью эндосперма в стадии молочно-восковой спелости и зрелые семена пшеницы. Стерильные эксплантаты помещали на среду Мурасиге — Скуга (только минеральные соли) с 2% сахарозы и с 2,4-Д (оптимальная концентрация от 10 (Кубанка 3) до 20 мг/л (Капли)). После

замедления роста каллюсы (через 10—30 сут) переносили его на аналогичную среду, но обогащенную витаминами по Мурасиге — Скугу и гидролизатом казеина (200 мг/л). Далее культуру помещали на среду, в которой 2,4-Д заменяли на кинетин и ИУК в концентрации от 0,5 до 3,0 мг/л (вариации не дали достоверных различий). Так же среды использовали и при дальнейших ежемесячных пересадках. В некоторых случаях на среде с кинетином и ИУК при культивировании на свету появлялись стеблевые почки, образующие затем побеги и корни. Регенерировали из каллюса тритикале АД-20 три растения: два 41-хромосомных и одно 42-хромосомное.

И. Д. Мустафаеву и др. (1976) удалось получить хорошо растущий каллюс из изолированных зародышей наклюнувшихся семян твердой пшеницы сортов местной селекции Севиндж и Шарк. У мягкой пшеницы сортов Бол-Бугда и Гюргяна 3 каллюсообразование шло очень медленно, каллюс оказался слабым и нежизнеспособным. В вариантах с дикой пшеницей *T. araraticum* каллюсообразование не обнаружено. Из всех испытанных сред (В-5 Гамборга, SH-Шенка-Хильдебрандта, SS-Смита) лучшей была среда Гамборга. 2,4-Д (2—10 мг/л), а также ИУК (0,1—0,5 мг/л) в сочетании с кинетином (0,5 мг/л) положительно влияли на процессы каллюсообразования. Добавление аденина сказывалось отрицательно во всех вариантах.

Цитологические наблюдения показали, что культура ткани пшеницы наряду с клетками меристематического типа, которые имеют правильные очертания, интенсивно окрашенные ядра, содержит клетки паренхимного типа. Их цитоплазма сильно вакуолизирована, ядра окрашиваются слабо, деления встречаются крайне редко. Форма — от круглых до сильно вытянутых. Среди них попадаются клетки либо без ядер, либо с дегенеративными и пикнотическими ядрами. Во втором пассаже при снижении концентрации 2,4-Д до 2—5 мг/л в варианте с ИУК и гидролизатом казеина наблюдалось образование корней. В третьем пассаже применение отмытого пищевого агара позволило вызвать редифференциацию побегов из каллюса сортов твердой пшеницы.

Г. Н. Юркова и др. (1977) инициировали каллюсную ткань твердой и мягкой пшеницы сортов Дружба, Одесская 13, Народная, Саратовская 29, Харьковская 46, 92

и Южанка. Применяли среды В-5, Мурасиге — Скуга, Уайта и среду Т Дудитш с 2,4-Д (концентрация от 0,2 до 10 мг/л) и гидролизатом казеина. В качестве эксплантатов брали сегменты стебля молодых проростков, корня и эпикотилья. Отмечена общая закономерность: частота каллюсообразования у эксплантатов увеличивалась в направлении стебель→корень→эпикотиль, а темпы роста каллюса — эпикотиль→стебель→корень. На среде Мурасиге — Скуга выявлено, что гидролизат казеина не является обязательным компонентом для формирования и развития каллюсной ткани. Определены оптимальные для индукции каллюса концентрации 2,4-Д. У различных сортов они заметно отличались. Из всех испытанных сортов наибольшей способностью к каллюсообразованию обладали Одесская 13 и Дружба.

В более поздней работе эти авторы (Юркова и др. 1979) сообщают о получении каллюсной культуры у 18 сортов озимой и яровой мягкой пшеницы из сегментов листа, мезокотилья и корня. Подобраны среды для оптимального роста каллюсной и суспензионной культуры клеток, определены митотический индекс и прирост биомассы. При пересадке каллюса в жидкую среду того же состава наблюдали закладку эмбрионидных структур.

И. М. Суриковым (1980) предложена методика инициации каллюсогенеза у пшеницы, включающая эксплантацию продольно разрезанных половинок зерновок на питательную среду с 5 мг/л, 2,4-Д. Каллюсообразование имело место у 50—70% эксплантатов. В первые две недели культивирования рост каллюса происходил за счет запасов питательных веществ зерновки и не зависел от их присутствия в питательной среде.

Нами получена каллюсная культура яровой мягкой пшеницы сортов Опал, Тулун 70, Лютесценс-62, Ленинградка, радиационных мутантов этих сортов, а также яровой пшеницы сорта Чайниз Спринг и озимой Мироновской 808¹. Эксплантатами служили зародыши зрелых семян, которые помещали на питательную среду В-5 Гамборга с 2 мг/л 2,4-Д. Целью работы было изучение возможности получения культуры, подбор простых хорошо воспроизводимых показателей, отражаю-

¹ Семена радиомутантов были любезно предоставлены нам В. Г. Володиным (лаборатория экспериментального мутагенеза ИГЦ АН БССР).

**Особенности роста каллюса различных сортов
и радиомутантов пшеницы**

Образец	Сырая масса первичного каллюса, мг	Прирост сырой массы каллюса за пассаж, %
Опал	164,63±14,65	140,54±6,27
Мутант Опала	117,43±17,73	169,03±35,16
Ленинградка	101,23±6,82	262,53±36,29
Мутант Ленинградки	139,04±18,14	213,35±32,73
Тулун 70	117,10±15,23	—
МТ-4 (Мутант Тулуна 70)	65,75±6,35	210,13±28,57
Лютесценс-62	138,64±18,90	—
МЛ-19 (Лютесценс-62)	72,38±5,35	221,49±47,85
Чайниз Спринг	146,52±19,54	—
Мироновская 808	71,89±4,42	149,07±21,06

щих интенсивность роста каллюса, исследование генетических различий по этим показателям у взятых в анализ образцов.

Каллюсообразование начиналось через 3—5 дней после помещения эксплантатов на среду. Индукция каллюса наблюдалась в 100% случаев для каждого из вариантов. Поэтому мы не могли в дальнейшем использовать этот показатель для выявления генетических различий в инициации каллюса. На ранних этапах наблюдался интенсивный рост каллюса у всех сортов и мутантов. К концу месяца он несколько замедлялся. Через 40 сут была сделана первая пересадка. К этому моменту наметились различия между вариантами по сырой массе первичного каллюса (табл. 16). Следует отметить, что у радиационных мутантов МТ-4 и МЛ-19 выход каллюса достоверно (при $P < 0,01$) ниже, чем у сортов, на которых они получены (соответственно Тулуна 70 и Лютесценс-62), т. е. изменения генотипа повлекли за собой определенные сдвиги интенсивности каллюсообразования.

Во время пересадки каллюсы переносили на среду В-5 с 1 мг/л 2,4-Д и 500 мг/л гидролизата казеина. Время между вторым и первым пассажами — 30 сут. Определив массу каллюсов после второй пересадки, вычисляли процент прироста сырой массы (см. табл. 16). По этому показателю также заметны различия между вариантами. Причем образцы, имеющие наиболее вы-

сокий выход сырой массы первичного каллюсса, не были лучшими по проценту прироста каллюсной массы за пассаж. По нашему мнению, последний показатель недостаточно точно отражает генетически обусловленные потенции образца к недифференцированному росту *in vitro*. Дело в том, что при переходе из состояния *in vivo* в условия *in vitro* в растительных клетках происходят изменения в ядре, которые трудно предусмотреть: появляются гаплоидные, полиплоидные, анеуплоидные клетки, могут даже образовываться телоцентрические и дицентрические хромосомы. Следовательно, рост каллюсса в более поздних пассажах все меньше зависит от генотипа исходного эксплантата. Не случайно поэтому при определении процента прироста сырой массы за пассаж наблюдается очень высокая вариабельность по этому показателю внутри вариантов.

В дальнейшей работе для оценки интенсивности каллюсообразования мы использовали только один показатель — сырую массу первичного каллюса. В ходе совершенствования техники вычленения эксплантатов удалось добиться почти полной идентичности их размеров. В итоге количество повторностей, равное 8—10 (в отдельных опытах до 15), оказалось достаточным для получения хорошо воспроизводимых от опыта к опыту данных. Вариабельность была сравнительно невысокой. Появилась возможность с помощью статистических методов выявлять достоверные различия между генотипами.

Среди факторов, определяющих процессы каллюсообразования, одно из ведущих мест занимает состав питательной среды. Вопрос о влиянии тех или иных компонентов среды на рост и метаболизм клеток затрагивается в большинстве работ, посвященных культуре изолированных тканей пшеницы. О. L. Gamborg (1970) изучал влияние ряда аминокислот, а также различных минеральных источников азота на рост суспензионной культуры клеток *T. monosocum*. Добавление к среде B-5 с нитратом 1 мМ сульфата аммония не отражалось на интенсивности роста культуры пшеницы, а введение L-глутамина несколько стимулировало ее. В другом опыте внесение в среду, содержащую нитрат, 1 мМ $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ или 20 мМ NH_4Cl в сочетании с 5 мМ цитрата аммония приводило к повышению интенсивности роста культуры, а добавление NH_4Cl (20 мМ) — к снижению.

В статье J. M. Bayley et al. (1972) представлены результаты дальнейшего изучения особенностей роста и метаболизма суспензионной культуры пшеницы-однозернянки на среде с аммонием и без него. Культура росла одинаково хорошо на обеих средах. Активность нитратредуктазы и глутаматдегидрогеназы в клетках пшеницы также не зависела от присутствия или отсутствия аммония. Приведена кривая прироста сухой массы. Отмечено отсутствие лаг-периода. В течение первых 100 ч сухая масса культуры увеличивалась экспоненциально в пять раз.

Y. Nakai, T. Shimada (1975) исследовали морфологические, цитологические и ферментативные изменения в каллюсе пшеницы, индуцированные ростовыми регуляторами, гидролизатом казеина и аденинсульфатом. Каллюсы твердой и мягкой пшениц по внешнему виду не отличались. Добавка ростовых регуляторов вызывала значительные изменения в морфологии каллюса. Цитологическое изучение культур показало, что пропорция клеток, имеющих определенное число хромосом, почти одинаковая у каллюсов, выращенных на разных средах, и не меняется в ходе субкультивирования. При прорастании, развитии проростка и образовании каллюса на среде с 2,4-Д происходит закономерное изменение спектра изоферментов экстеразы. 2,4-Д индуцировала появление каллюсоспецифической зоны на зимограмме на четвертый день после прорастания семени — за два дня до первых морфологических признаков появления каллюса. Гидролизат казеина и 2,4-Д в высоких концентрациях вызывали нестабильность зоны 6 (при pI 6,5) в каллюсах как твердой, так и мягкой пшеницы. Обе имели идентичный белковый профиль каллюсов. Повышение концентрации 2,4-Д в среде приводило к увеличению концентрации глутаминовой кислоты в белках каллюса. Гидролизат казеина вызывал уменьшение концентрации аспарагиновой и глутаминовой кислот.

D. Dudits et al. (1975) получали и успешно поддерживали каллюсную культуру из сегментов кончиков корня, базальной части стеблей семидневных проростков и из стержня колоса мягкой пшеницы сорта Тобари. Использовали среду В-5 Гамборга и разработанную авторами среду Т. Работа посвящена изучению влияния целого ряда гормональных добавок: 2,4-Д, 2,4,5-Т, ИУК, беназолина, Банвела-Д (Дикамба), кинетина, зеатина,

бензиладенина, 2,3,5-трийодбензойной кислоты на инициацию каллюса, поддержание его роста, на процессы органогенеза. Обнаружено, что не только 2,4-Д, но и 2,4,5-Т, ИУК, беназолин и Банвел-Д (Дикамба) являются подходящими ростовыми регуляторами для инициации и поддержания каллюсной культуры пшеницы. Цитокинины ингибировали рост каллюса, причем кинетин и бензиладенин значительно сильнее, чем зеатин. Присутствие в среде кинетина и зеатина заметно стимулировало корнеобразование на среде без ауксинов, а 2,3,5-трийодбензойной кислоты — ингибировало.

На среде с 2,4-Д, ИУК и цитокининами (зеатином, кинетином) удалось индуцировать стеблевой органогенез из каллюса, полученного из стержня колоса и прошедшего несколько пассажей. Были реставрированы растения-регенеранты из первичного стеблевого каллюса на среде с бензиладенином. Стеблевой каллюс в ходе субкультивирования утрачивал способность к дифференциации органов.

F. J. Novak et al. (1976) изучали влияние регуляторов роста — ауксинов (2,4-Д, ИУК, НУК) и кинетина, а также веществ комплексного характера (дрожжевого экстракта, гидролизата казеина и кокосового молока) в 70 вариантах комбинаций на индукцию и рост каллюса пшеницы сорта Кавказ. Культуру получали из зародышей, кончиков корня и сегментов листа. Авторам впервые удалось индуцировать каллюс из листовой ткани. Для этого культивировали в жидкой среде В-5 в стерильных условиях проростки, из которых вычленили сегменты листа, используемые в качестве эксплантатов. Изучали в основном каллюсную культуру, полученную из зародышей. Оптимальная концентрация 2,4-Д—0,1—1,0 мг/л, более высокие ингибировали рост. Добавка ИУК приводила к снижению, а НУК—к увеличению выхода сырой массы каллюса. Кинетин при низких концентрациях 2,4-Д ингибировал, а при высоких слегка стимулировал рост каллюса. Дрожжевой экстракт и гидролизат казеина оказывали небольшой стимулирующий эффект при концентрациях 2,4-Д от 1,0 до 20 мг/л.

J. Udvardi et al. (1976) изучали влияние НУК, 2,4,5-Т и Дикамба на нуклеолитические ферменты в каллюсной культуре, полученной из корней пшеницы. Установили оптимальные для роста каллюса концентрации НУК— $4 \cdot 10^{-2}$ мМ, 2,4,5-Т— $2,5 \cdot 10^{-3}$ мМ, Дикамба— $5 \cdot 10^{-3}$ мМ.

Показано, что интенсивный рост ткани *in vitro* не обязательно коррелирует со снижением уровня нуклеаз (ДНК-азы и РНК-азы). Это явление наблюдается только в случае присутствия в среде Дикамба.

Г. Н. Юркова и Б. А. Левенко (1981) испытали действие более 100 вариантов сред с различными сочетаниями ауксинов (2,4-Д, ИУК, НУК) и цитокининов (кинетин, БАП) на рост культуры ткани и индукцию морфогенеза у первичного и пассируемого каллюса мягкой пшеницы. Наибольший прирост биомассы был отмечен на среде с 2 мг/л 2,4-Д в сочетании с 0,5 мг/л кинетина или БАП. В 18 комбинациях ауксинов и цитокининов индуцировали регенерацию растений с частотой 10—40%.

В. К. Мусияка (1981) получал и ввел в культуру растущие при пересадке каллюсы таких сортов пшеницы, как Мироновская 808, Харьковская 46, Одесская 1, Киянка, Саратовская 29, Безостая 1. При этом опробованы питательные среды Уайта, Мурасиге — Скуга, В-5 Гамборга, SS-Смита, SH-Шенка-Хильдебрандта с добавлением различных концентраций 2,4-Д, НУК, ИУК, кинетина, аденина, комбинации 2,4-Д и НУК, 4-амино-3,5,6-трихлорпиколиновой кислоты. Наиболее подходящей оказалась среда В-5 Гамборга с 1 мг/л 4-амино-3,5,6-трихлорпиколиновой кислоты (пиклорама).

Впервые пиклорам в качестве ауксина для получения каллюсной культуры пшеницы применили Л. К. Чернова с сотр. (1975). Под его действием каллюсообразование протекало более интенсивно, чем с 2,4-Д. Пиклорам обладает более мягким действием. Это выражается у злаков в сохранении стеблевой точки роста и быстром переходе к органогенезу при снятии дедифференцирующего воздействия. Пиклорам является не только активным дедифференциатором, но при низкой концентрации может быть фоном, на котором происходит образование стеблевых почек.

Аналогичные результаты получены G. B. Collins et al. (1978). Оптимальная концентрация пиклорама, добавленного в среду Линсмайер—Скуга, для пшеницы сорта Эйб 0,5—1,0 мг/л. Отмечена высокая эффективность этого гербицида по сравнению с другими ауксинами при низких концентрациях. Показана возможность регенерации растений из каллюса на среде с пиклорамом, что невозможно на среде с 2,4-Д.

Как видно из приведенных работ, получение интен-

сивно растущей каллюсной культуры пшеницы — достаточно сложная задача. Использование питательных сред, применяемых для растений других семейств, многочисленные их модификации, испытание всевозможных физиологически активных веществ не всегда дают желаемый результат. В то же время разработаны исключительно эффективные методы математического планирования эксперимента, позволяющие оптимизировать процессы, зависящие от большого числа факторов. Они широко используются при отыскании оптимальных условий культивирования микроорганизмов (Максимов, Федоров, 1969; Максимов и др., 1976). Сделаны первые успешные попытки применения методов математического планирования эксперимента для нахождения оптимального состава питательной среды с целью повышения интенсивности роста культуры изолированных тканей высших растений (Бутенко и др., 1972; Дубовицкая, Кожин, 1979; Кежелите, 1978; Малюк, Павлова, 1978; Павлова, Малюк, 1978; Писецкая, 1970, 1971; Павлова и др., 1977; Малюк и др. 1977; Шамина, Бутенко, 1976; Vuillaume, Deshayes, 1977 и др.).

Однако, несмотря на неоспоримые достоинства, приведенные выше работы имеют один общий недостаток. Авторы чаще всего используют схему Бокса — Уилсона (Box, Wilson, 1951) — полный факторный эксперимент → «крутое восхождение», по которой можно эффективно находить оптимальную концентрацию и соотношение трех-четырёх факторов питательной среды. Но культуральные среды для тканей высших растений содержат 15—25 компонентов. Поэтому приходится идти по пути объединения большого числа факторов в группы, например объединять макросоли, микроэлементы, витамины и др., что, по нашему мнению, не позволяет достаточно точно оценивать влияние каждого из компонентов среды на рост культуры.

В нашей работе (Хатылева, Ярмишин, 1979; Хотылева, Ермишин, 1979 в) мы использовали метод случайного баланса (отсеивающий эксперимент) (Satterthwaite, 1959), который дает возможность выделить из достаточно большого числа факторов (14—24 и более) наиболее важные. Только после этого ставили полный факторный эксперимент с последующим «крутым восхождением» к оптимуму. Культуру получали из зародышей зрелых семян мягкой пшеницы сорта Чайниз Спринг. Учитывали

Единица варьирования (λ) и концентрации компонентов сред на среднем («0»), верхнем («+») и нижнем («—») уровнях в опыте по методу случайного баланса

Компонент среды	Фактор	«0»	«—»	«+»	λ
		мг/л			
NH_4NO_3	X_1	1000	500	1500	500
KNO_3	X_2	1900	900	2900	1000
$\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$	X_3	100	50	150	50
$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	X_4	250	150	350	100
$\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$	X_5	300	200	400	100
<i>FeEDTA</i>	X_6	40	16	64	24
Микроэлементы	X_7	C^*	$0,5C$	$1,5C$	$0,5C$
Сахароза	X_8	20000	10000	30000	10000
Инозит	X_9	100	20	180	80
Тиамин	X_{10}	5	1	9	4
Глицин	X_{11}	11	2	20	9
<i>L</i> -глутамин	X_{12}	40	20	60	20
Аденин	X_{13}	11	2	20	9
Кинетин	X_{14}	1,7	0,2	3,2	1,5

* C — концентрация микроэлементов в среде В-5.

сырую массу первичного каллюса, которую определяли через 40 сут после помещения эксплантатов на среду.

Изучали влияние компонентов, приведенных в табл. 17. При их выборе руководствовались данными работ О. Л. Gamborg (1970), О. Л. Gamborg et al. (1976), Р. Р. Hendre et al. (1975) и др. За основу брали состав питательной среды В-5 (Gamborg et al., 1968), а также Мурасиге — Скуга (Murashige, Skoog, 1962) с 2 мг/л 2,4-Д. Роль 2,4-Д оценивали в отдельном опыте. НУК, хотя и может несколько стимулировать рост каллюса (Hendre et al., 1975), приводит к интенсивному ризогенезу, поэтому она нами не использовалась. Методы математического планирования эксперимента применяли, пользуясь руководством В. Н. Максимова и Б. Д. Федорова (1969), а также работой В. Н. Максимова и др. (1976).

В табл. 18 приведена матрица планирования отсеивающего эксперимента (матрица X), которая включает 14 факторов с числом опытов $N=16$, и результаты ее реализации (Y_u) с последовательными этапами их корректировки. На первом этапе выделения существенных эффектов были отобраны факторы X_8 (сахароза) и X_{12} (L -глутамин). Они имели наибольшую разность и смещение медиан в диаграмме рассеяния. Выписали вектор-столбцы отобранных эффектов и построили на их основе матрицу ПФЭ-2². Рассчитали величины их линейных коэффициентов регрессии и дисперсии. Коэффициент регрессии $b_8=11,54$ —значим, а $b_{12}=5,88$ —незначим (значимы $|b_i|>9,46$). После этого рассчитали поправки $\Delta Y'_u$ и вычли их величины из результатов соответствующих значений Y_u .

Дисперсия исправленных значений Y^{u1} оказалась равной 238,03, что более чем вдвое меньше дисперсии $S^2\{Y_u\}=483,64$. Это говорит о том, что выделение существенных эффектов на первом этапе проведено правильно. Полученная дисперсия $S^2\{Y^{u1}\}$ значительно больше дисперсии воспроизводимости $S^2\{\bar{Y}\}=117,81$. Следовательно, необходимо было провести второй этап выделения существенных эффектов. Для этого по данным Y^{u1} строили новую диаграмму рассеяния результатов эксперимента и повторяли все вышеописанные операции.

На втором этапе выделения существенных эффектов были отобраны факторы X_1 (NH_4NO_3) и X_{12} (L -глутамин). Однако их линейные коэффициенты регрессии $b_1=4,38$ и $b_{12}=4,77$ оказались незначимыми (значимы $|b_i|>7,4$). Хотя, если исключить их влияние, величина дисперсии $S^2\{Y^{u11}\}$ будет равна 182,04, что близко по значению к дисперсии воспроизводимости $S^2\{\bar{Y}\}$. Поэтому выделение существенных эффектов можно закончить.

Поскольку чувствительность метода случайного баланса недостаточно высока, ставили опыт по схеме полного факторного эксперимента ПФЭ-2⁴, включив в него фактор, давший значимый эффект в отсеивающем эксперименте,— сахарозу (X_1) и факторы, оказавшиеся в числе «подозрительных»: NH_4NO_3 (X_2), L -глутамин (X_3) и аденин (X_4) (аденин выделялся на диаграмме рассеяния значений Y^{u11}).

Единицы варьирования и концентрации компонентов сред (X_1, X_2, X_3, X_4) на среднем, верхнем и нижнем

Таблица 18

Матрица X и результаты отсеивающего эксперимента с последовательными этапами их корректировки

U	X_1	X_2	X_3	X_4	X_5	X_6	X_7	X_8	X_9	X_{10}	X_{11}	X_{12}	X_{13}	X_{14}	I этап		II этап	
															Y_u , мг	$ \Delta Y_u $, мг	Y_u^I , мг	Y_u^{II} , мг
1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	31,8	0	31,8	31,8
2	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	25,7	0	25,7	25,7
3	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	50,3	63,1	27,2	27,2
4	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	25,9	0	25,9	25,9
5	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	40,2	23,1	17,1	17,1
6	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	21,6	0	21,6	21,6
7	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	50,5	0	50,5	50,5
8	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	51,7	23,1	28,6	28,6
9	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	33,2	23,1	10,1	10,1
10	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	25,5	0	25,5	25,5
11	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	31,8	0	31,8	31,8
12	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	22,1	0	22,1	22,1
13	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	98,0	23,1	74,9	74,9
14	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	53,4	23,1	30,3	30,3
15	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	70,9	23,1	47,8	47,8
16	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	45,3	23,1	22,2	22,2

$$S^2\{Y_u\} = 483,64 \quad S^2\{Y_u^I\} = 238,03$$

уровнях в ПФЭ-2⁴ те же, что и в опыте по методу случайного баланса (см. табл. 17, данные для сахарозы, NH₄NO₃, L-глутамина и аденина). Остальные ингредиенты брались в концентрациях, согласно прописи O. L. Gamborg et al. (1968), с 2 мг/л 2,4-Д, без кинетина и глицина. Учитывали сырую массу первичного каллюса, которую определяли через 40 сут после помещения эксплантатов на среды. Матрица и результаты полного факторного эксперимента приведены в табл. 19.

Значимы оказались факторы X_1 (сахароза) и X_3 (L-глутамин), их коэффициенты регрессии $b_1=3,33$ и $b_3=-2,29$ (значимы $|b_i|>2,03$). Учитывая эти коэффициенты, осуществляли «крутое восхождение». Готовили восемь вариантов сред, в которых изменяли концентрации сахарозы и L-глутамина, а остальные компоненты брали в концентрации среды В-5. Исходный уровень L-глутамина 40 мг/л, шаг — 5 мг/л, сахарозы — соответственно 20000 и 3600 мг/л.

Наибольший выход сырой массы наблюдали на среде с 35 мг/л L-глутамина и 23,6 г/л сахарозы. Однако большой прибавки в приросте сырой массы получить не удалось. По-видимому, отобранные факторы давали значи-

Таблица 19

Матрица и результаты полного факторного эксперимента ПФЭ-2⁴

Номер среды	X_1	X_2	X_3	X_4	Обозначение строк (факторы и их взаимодействие)	Выход процесса $\bar{Y}_u$, мг	Коэффициент регрессии (b_i)
1	—	—	—	—	«1»	43,4	44,03
2	+	—	—	—	X_1	44,3	3,33
3	—	+	—	—	X_2	38,9	0,58
4	+	+	—	—	X_1X_2	44,8	1,05
5	—	—	+	—	X_3	43,1	-2,29
6	+	—	+	—	X_1X_3	40,3	-0,56
7	—	+	+	—	X_2X_3	36,0	0,44
8	+	+	+	—	$X_1X_2X_3$	46,0	1,44
9	—	—	—	+	X_4	43,3	1,93
10	+	—	—	+	X_1X_4	58,3	1,58
11	—	+	—	+	X_2X_4	44,1	0,10
12	+	+	—	+	$X_1X_2X_4$	53,4	-1,18
13	—	—	+	+	X_3X_4	39,5	-1,54
14	+	—	+	+	$X_1X_3X_4$	44,6	-0,61
15	—	+	+	+	$X_2X_3X_4$	37,3	0,11
16	+	+	+	+	$X_1X_2X_3X_4$	47,1	0,16
17	0	0	0	0	0	48,7	

мый эффект в силу того, что снижение концентрации сахарозы до 10 г/л (нижний уровень) приводило к сильному замедлению роста культуры, а *L*-глутамин в высоких концентрациях оказывал ингибирующее влияние на каллюсообразование. Поэтому значительно увеличить прирост каллюса путем повышения концентрации сахарозы и уменьшения концентрации *L*-глутамина (даже в

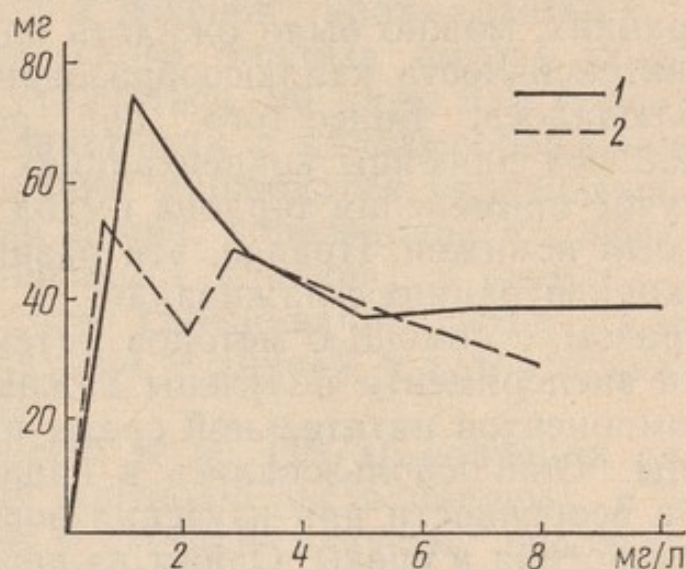


Рис. 16. Зависимость выхода сырой массы первичного каллюса пшеницы от концентрации 2,4-Д (1) и тордона 101 (2) в питательной среде

соответствии с их коэффициентами регрессии) не представляется возможным.

В дальнейшей работе для получения и культивирования каллюса пшеницы мы использовали в основном питательную среду В-5 Гамборга, что дало удовлетворительные результаты. Из всех фитогормонов, применяемых для индукции и поддержания каллюсной культуры злаковых, наиболее часто применяется 2,4-Д. В отдельном опыте мы определяли зависимость выхода сырой массы каллюса пшеницы от концентрации 2,4-Д (рис. 16). Оптимальная концентрация 2,4-Д — 1—2 мг/л. При концентрациях выше 3 мг/л наблюдается отчетливое снижение интенсивности роста каллюса. Концентрации 2,4-Д ниже 1 мг/л не могут быть использованы из-за интенсивного органогенеза из исходных эксплантатов и образующегося каллюса.

Учитывая сведения о том, что пиклорам способствует интенсивному каллюсообразованию у пшеницы (Черно-

ва и др., 1975; Collins et al., 1978; Мусияка, 1981), мы испытывали его действие в нашей системе. На рис. 16 представлена зависимость выхода сырой массы каллюса пшеницы Чайниз Спринг от концентрации тордона-101 (содержит 240 г/л 2,4-Д и 65 г/л пиклорама). Тордон брали в пересчете на концентрацию содержащейся в нем 2,4-Д.

Поскольку пиклорам наиболее эффективен при низких концентрациях, можно было ожидать определенную прибавку в интенсивности каллюсообразования. Однако этого не наблюдалось. Более того, при оптимальных для роста каллюса пшеницы концентрациях 2,4-Д (1—2 мг/л) в случае применения тордона выход сырой массы каллюса был понижен. Правда, эта разница при более высоких концентрациях сглаживалась.

Таким образом, с помощью методов математического планирования эксперимента получены важные сведения о влиянии компонентов питательной среды на рост каллюса пшеницы. Они использовались в нашей дальнейшей работе, в особенности при изучении вопроса о взаимодействии генотипа и среды. Одним из перспективных подходов к решению проблемы становления фенотипа является изучение генетики признаков, лежащих в основе морфогенеза. К одному из таких признаков относят интенсивность пролиферации клеток в каллюсной культуре. Этому вопросу не случайно уделяется все большее внимание.

Серия исследований, посвященных генетике каллюсообразования и регенерации, проведена Т. С. Фадеевой с сотр. (Фадеева и др., 1974; Фадеева, Евстигнеева, 1975; Фадеева и др., 1976а; Фадеева и др., 1976б; Лутова и др. 1978; Козырева, 1980 и др.). Авторы рассматривают регенерационную способность (включающую и каллюсообразование) как генетический и дискретно детерминированный признак и предполагают, что в пределах вида имеется генотипическое разнообразие — изменчивость по данному признаку. Так, был выделен ряд элементарных признаков, которые можно оценивать в объективных, надежно повторяющихся показателях, характеризующих разные генотипические потенции (увеличение размера семядоли по сравнению с исходной, размер каллюса, интенсивность «опущения» и тип образования корней и др.). Проведено изучение этих признаков у форм из генетических коллекций томатов, редиса,

земляники. Выявлены особенности наследования признаков регенерации у гибридов первого поколения.

М. Tabata, F. Matoyoshi (1965) использовали четыре инбредные линии кукурузы, различающиеся по окраске алейрона и крахмалистым свойствам эндосперма, для получения каллюсной культуры. Им удалось индуцировать каллюсообразование из эндосперма лишь двух линий (желтой и красной крахмалистых). С помощью гибридологического анализа авторы показали, что линии могут отличаться по двум или более генетическим факторам, связанным с каллюсообразованием. Причем в одних случаях наблюдался аддитивный эффект (при скрещивании линий, образующих каллюс, при этом отмечено материнское влияние), в других — эффект ингибирования (при скрещивании линии, способной к каллюсообразованию, с линией, у которой каллюс получить не удалось).

S. Baroncelli et al. (1973) получили ряд данных по полигенному контролю роста каллюса и дифференциации органов у цветной капусты, используя шесть инбредных линий. В последующих работах (Buiatti et al., 1974; Baroncelli et al., 1974) авторы провели диаллельный анализ, вычислили значения общей и специфической комбинационной способности и ряда других генетических параметров для двух *in vitro* (рост каллюса и образование почек) и четырех *in vivo* (длина и ширина листа, время цветения, диаметр кочана) характеристик. Установлено, что оба признака *in vitro* и время цветения, по-видимому, контролируются по аддитивному способу, в то время как для других характеристик преобладают эффекты взаимодействия. Результаты анализа корреляций некоторых параметров предполагают наличие двух генетических блоков, действующих по аддитивному пути: один — рост каллюса, диаметр кочана, день цветения; другой — индукция почек *in vitro*, диаметр кочана, ширина листа.

Вопрос о наличии корреляции между каллюсообразованием и хозяйственно ценными признаками *in vivo* требует широкого изучения. Дело в том, что интенсивность каллюсогенеза в некоторой степени отражает ростовые потенции образца. Рост же является одним из определяющих факторов урожая. С. L. Nessler et al. (1982) анализировали связи относительной скорости роста сырой массы каллюса (*RGR*) с урожаем листьев, их

количеством и скороспелостью у дигаплоидных и инбредных линий табака. Установлена незначительная отрицательная корреляция между RGR и урожаем листьев. По данным Н. Г. Булыгиной и М. И. Еркеева (1979), высокомеостатичные интенсивные сорта гороха образуют за одинаковый промежуток времени больше каллюсной массы, чем низко- и среднеурожайные. Причем у последних четкое каллюсообразование не всегда проявляется.

G. J. Keyes et al. (1981) сообщают о значительном гетерозисе ($P=0,01$) по интенсивности роста каллюса и ризогенеза у гибридов дигаплоидных линий табака. Установлена существенная ($P=0,05$) положительная фенотипическая корреляция ($r=0,81$) между массой сухого вещества проростков и каллюсообразованием. Однако эффекты специфической комбинационной способности этих признаков не коррелировали между собой.

У гетерозисных гибридов кукурузы наблюдается более интенсивное каллюсообразование, чем у инбредных родительских линий (Иванцов, 1979; Иванцов, Ахметов, 1980). Аналогичная закономерность имеет место у гороха (Булыгина, Валиева, 1982). Более того, при совместном культивировании (в условиях непосредственного контакта) каллюсов различных сортов гороха, являющихся родительскими формами, дающими при скрещивании гетерозис, каллюсообразование происходит интенсивно, часто наблюдается их срастание. Каллюсы негетерозисных комбинаций угнетают друг друга, нередко каллюс одного из сортов подвергается некрозу (Ахметов, Булыгина, 1979; Булыгина, Валиева, 1982). G. E. Keyes, E. T. Bingham (1979) наблюдали существенный гетерозис по интенсивности каллюсообразования ($P=0,01$) у межлинейных гибридов тетраплоидной люцерны.

Л. В. Хотылева, А. П. Ермишин, И. И. Божко (1982) установили высокую положительную корреляцию между эффектами общей комбинационной способности (ОКС) по интенсивности каллюсообразования и некоторым элементам потенциальной и реальной продуктивности форм яровых тритикале. Особый интерес представляют данные о связи ОКС по каллюсогенезу и элементам продуктивности главного колоса, поскольку последние, как известно (Sinha, Khanna, 1975), в основном определяют гетерозис у злаковых.

Таким образом, эффективность каллюсообразования в культуре *in vitro* не всегда коррелирует с показателями продуктивности интактных растений. В то же время изменение интенсивности роста каллюса при гибридизации, по-видимому, совпадает с соответствующими изменениями роста целых растений, что позволяет использовать этот показатель в качестве одного из тестов при подборе родителей в гетерозисной селекции.

С точки зрения изучения генетического контроля каллюсообразования представляют интерес работы, выполненные с использованием в культуре *in vitro* маркированных генетических линий. Н. А. Картель и Т. В. Манешина (1977) исследовали инициацию каллюсов и каллюсогенез у нескольких мутантов и сортов ячменя: Московского 121, сорта *Husky*, его десинаптического мутанта *dsds*, а также мутанта *waxy*. Самую высокую каллюсообразовательную способность имел десинаптический мутант (95,1%), а самую низкую — его исходная форма — сорт *Husky* (39%). Инициальные каллюсы сортов Московский 121, *Husky* и мутанта *waxy* росли медленно, большая часть вскоре прекратила рост и погибла. У мутанта *dsds*, который отличался от исходного сорта *Husky* лишь нарушением хиазмообразования и сниженной частотой кроссинговера, все полученные каллюсы развивались хорошо.

В работе I. Wenketeswaran, P. Mahlberg (1962) для оценки количественных изменений в каллюсной ткани использовали маркированные линии *Nicotiana tabacum* L. Изучались альбиносы и пигментированные формы. Было выявлено, что маркер-альбинизм тесно сцеплен с некоторыми явлениями в культуре. Каллюсы альбиносов были очень рыхлыми. Пролиферация у них шла быстрее, чем у каллюсов, иницированных из хлорофильных проростков. Авторы предполагают, что различия в росте между альбиносными и хлорофильными формами могут быть тесно связаны с генным локусом Ws_2 в Т-хромосоме (один из локусов, контролирующих образование хлорофилла).

Наиболее удобным объектом в исследовании вопроса о генетическом контроле каллюсообразования является пшеница. На этой культуре, в частности, показана роль цитоплазмы, геномного состава и отдельных хромосом в каллюсообразовании из пыльников. Н. Ogura, К. Tsunewaki (1974) изучали способность к инициации пыль-

цевого каллюса у мягкой пшеницы сорта Чайниз Спринг и ее замещенных по цитоплазме линий (донорами цитоплазмы служили некоторые виды *Triticum* и *Aegilops*). Инициацию пыльцевого каллюса наблюдали в том случае, когда донорами цитоплазмы были *Ae. caudata*, *Ae. umbellulata*, *T. timopheevii*, *Ae. ovata*, *Ae. kotschyi* соответственно у 2,2%, 0,8, 8,3, 6,7, 1,1% культивированных пыльников. Другие пять линий и сорт Чайниз Спринг каллюс не образовывали. Таким образом, замещение цитоплазмы на чужеродную от видов *T. timopheevi* и *Ae. ovata* приводило к существенному увеличению частоты каллюсообразования.

Е. Picard et al. (1978) также обнаружили, что цитоплазма *T. timopheevii* оказывает влияние на частоту образования эмбриоидов из пыльников пшеницы. В то же время в работе W. P. Bullock et al. (1982) не было выявлено различий в каллюсообразовании из микроспор реципрокных гибридов. Н. Ogura (1977) с целью установления, какой из геномов обеспечивает максимальное образование каллюсов в ответ на одну и ту же концентрацию ауксина, исследовал степень каллюсогенеза из корешков проростков и пыльников нескольких видов пшеницы, эгилопса и ржи. Данные об образовании каллюсов из корешков пшеницы указывают на вероятное расположение форм растений в следующем порядке (по убыванию интенсивности каллюсообразования): диплоид, тетраплоид, гексаплоид. Из пыльников каллюсы образовывались только у *Secale cereale*.

Т. Shimada, Т. Makino (1975) исследовали индукцию каллюсообразования из пыльников пшеницы Чайниз Спринг и ее анеуплоидов по хромосомам генома А (ДТ 1A^L, ДТ 2A^S, ДТ 3A^α, ДТ 4A^α, ДТ 5A^L, ДТ 6A^α, ДТ 7A^S; нулли-1А, нулли-2А, нулли-4А и моно-4А) для выяснения генетической роли хромосом или частей (плеч) хромосом в каллюсообразовании. Каллюс в основном иницировался из нити пыльника. Частота инициации существенно различалась в зависимости от генотипа: самая высокая — у ДТ 4A^α (41,3%) и нулли-4А (16,9%), у диплоида и других линий значительно ниже. Делается вывод о наличии некоторых генетических факторов, локализованных на β-плече хромосомы 4А, которые ингибируют индукцию каллюса из пыльников.

С. Baroncelli et al. (1978) изучали генетический контроль роста у мягкой пшеницы сорта Чайниз Спринг,

используя набор 25 ДТ-линий. Вместе с анализом ряда показателей *in vivo* определяли интенсивность каллюсообразования *in vitro* из эксплантатов корня и узлов стебля. У большинства линий (исключая дителоцентрики по хромосомам гомеологичных групп три и семь, кроме 7B^s) наблюдался пониженный прирост корневого каллюса. В случае же каллюсообразования из узлов снижение происходило лишь при отсутствии короткого плеча у хромосом 1A, 1B, 1D, 2B, 6B и у линий ДТ 3A^{rt}, ДТ 3B^L, ДТ 7D^s, у которых корневой каллюс образовывался нормально. Авторы объясняют различия в росте каллюса из корней и узлов стебля тем, что процесс клеточной пролиферации определяется, по-видимому, разными генами в зависимости от физиологического состояния клеток в начале эксперимента.

По данным G. Gosch-Wackerle et al. (1979), интенсивность прироста каллюсной массы у линии ДТ 1A^L пшеницы Чайниз Спринг была значительно ниже, чем у эуплоида. Несколько более низкая скорость роста зародышевого каллюса отмечена также у ДТ 1B^L, ДТ 2B^L, ДТ 3A^L, а каллюса, полученного из сегментов корней,—у ДТ 1B^L и ДТ 1D^L. Оценка каллюсообразования в этой работе, к сожалению, была проведена визуально, без точного количественного учета.

К этому же времени относятся публикации наших работ (Ермишин, 1978; Хотылева, Ермишин, 1979а, б, 1980), в которых представлены результаты изучения каллюсообразования *in vitro* у 19 дителоцентрических по стандартному плечу линий пшеницы сорта Чайниз Спринг (Sears, 1969) — ДТ 1A^L, ДТ 2A^s, ДТ 3A^α, ДТ 4A^α, ДТ 5A^L, ДТ 6A^α, ДТ 7A^L, ДТ 1B^L, ДТ 2B^L, ДТ 3B^L, ДТ 4B^L, ДТ 5B^L, ДТ 6B^s, ДТ 7B^L, ДТ 1D^L, ДТ 3D^α, ДТ 5D^L, ДТ 6D^L и ДТ 7D^s.

Каллюсную культуру получали из зародышей зрелых семян. Использовали среду В-5 с 2 мг/л 2,4-Д. Инициация каллюса наблюдалась в 100% случаев у всех линий. Повторность опыта 7—10-кратная. Показателем способности к недифференцированному росту служила сырая масса первичного каллюса, которую определяли через 40 сут после помещения эксплантатов на среду (табл. 20). Контролем была культура эуплоида (2n=42) пшеницы Чайниз Спринг.

Отсутствие одного из плеч у хромосом 1A, 2A, 3A, 7A, 1B, 2B и 5B достоверно снижало интенсивность

Масса первичных каллюсов дителоцентрических по стандартному плечу линий мягкой пшеницы сорта Чайниз Спринг (среда В-5 с 2 мг/л 2,4-Д), мг

Гсемеологи- ческая группа	Геном		
	A	B	D
1	45,84±4,75*	36,66±4,06*	62,52±11,47
2	43,78±6,56*	35,36±4,33*	—
3	44,58±3,63*	60,10±14,88	66,41±12,23
4	63,36±4,55	58,80±11,29	—
5	59,86±5,28	46,28±2,62*	67,08±8,87
6	58,68±8,20	64,48±5,70	78,46±10,89
7	37,90±7,32*	65,70±8,29	63,43±4,62
Контроль (эуплоид $2n=42$ сорта Чайниз Спринг)			73,38±6,26

* Разница с контролем достоверна при $P<0,01$.

каллюсообразования у соответствующих линий. Опыт повторили для линий ДТ 1A^L, ДТ 2A^S, ДТ 3A^a, ДТ 7A^L, ДТ 1B^L и ДТ 5B^L (табл. 21). Каллюс получали из зародышей семян, хранившихся два года. Наблюдали значительно более высокий по сравнению с первым опытом выход сырой массы каллюса у всех линий и эуплоида. Достоверно более низкую, чем в контроле, интенсивность каллюсообразования имели ДТ 1A^L, ДТ 2A^S, ДТ 7A^L, ДТ 1B^L. Линии ДТ 3A^a и ДТ 5B^L от эуплоида не отличались.

Можно предположить, что физиологические изменения, происходящие в тканях зародыша в ходе хранения семян, оказывали влияние на активность генов, контролирующих каллюсообразование. При этом выход сырой массы первичного каллюса из зародышей более старых семян был выше, хотя у них гены, локализованные на хромосомах 3A и 5B, не оказывали влияния на ход каллюсогенеза.

Эти данные в какой-то мере согласуются с выводами S. Baroncelli et al. (1978) о влиянии физиологического состояния клеток в начале эксперимента на активность генов, контролирующих интенсивность каллюсообразования у пшеницы. В работе этих авторов пониженный по сравнению с эуплоидом прирост корневого каллюса де-

монстрировали одни дителоцентрики, а каллюса стеблевого происхождения — другие.

Таким образом, сравнение интенсивности каллюсообразования у 19 ДТ-линий и эуплоида пшеницы сорта Чайниз Спринг показало, что ДТ 1A^L, ДТ 2A^S, ДТ 3A^α, ДТ 7A^L, ДТ 1B^L, ДТ 2B^L и ДТ 5B^L имели пониженный выход первичного каллюса, полученного из зародышей зрелых семян (срок хранения 3 мес после уборки). Каллюсообразование из зародышей семян, хранившихся 2 года, линий ДТ 3A^α и ДТ 5B^L не отличалось от контроля.

Настоящие результаты подтверждаются данными G. Gosch-Wackerle et al. (1979) о пониженной по сравнению с эуплоидом скорости роста эмбрионального каллюса линий пшеницы сорта Чайниз Спринг ДТ 1B^L, ДТ 2B^L, ДТ 3A^L и, в особенности, ДТ 1A^L. Не противоречат результатам наших исследований данные Н. Asami et al. (1975): анеуплоиды пятой гомеологической группы (ДТ 5A^L, ДТ 5B^L, ДТ 5D^L, нулли-5B-тетра 5D) пшеницы Чайниз Спринг не отличались от эуплоида по способности к недифференцированному росту *in vitro*.

Т. Shimada, Т. Makino (1975), изучая индукцию каллюса из пыльников анеуплоидов генома А, показали, что

Т а б л и ц а 21

Масса первичных каллюсов ДТ-линий мягкой пшеницы сорта Чайниз Спринг (среда В-5 с 2 мг/л 2,4-Д)

Линия	Масса первичного каллюса, мг
ДТ 1A ^L	58,42±6,18*
ДТ 2A ^S	105,25±15,48**
ДТ 3A ^α	165,97±23,44
ДТ 7A ^L	92,22±11,46*
ДТ 1B ^L	85,72±10,79*
ДТ 5B ^L	106,26±24,87
Контроль (эуплоид)	144,59±12,10

* Разница с контролем достоверна при $P < 0,01$.

** Разница с контролем достоверна при $P < 0,05$.

на α -плече хромосомы 4A локализованы гены, способствующие каллюсообразованию, а на β -плече—ингибирующие этот процесс. В наших опытах поведение ДТ 4A^a не отличалось от контроля. Надо полагать, что каллюсообразование из пыльников и других тканей регулируется разными генами (Baroncelli et al., 1978; Ogura, 1977).

Пониженный по сравнению с эуплоидом прирост каллюса наблюдали у некоторых ДТ-линий пшеницы сорта Чайниз Спринг S. Baroncelli et al. (1978). Из 25 линий только ДТ 3A^{RT}, ДТ 3A^{LT}, ДТ 3B^L, ДТ 3D^{RT}, ДТ 7A^S, ДТ 7A^L, ДТ 7B^L и ДТ 7D^S не отличались от контроля по выходу сырой массы первичного каллюса, полученного из корней. В случае каллюсообразования из стеблей (узлов) снижение наблюдали лишь у ДТ 1A^L, ДТ 1B^L, ДТ 1D^L, ДТ 2B^L, ДТ 6B^L, а также у ДТ 3A^{RT}, 3B^L и ДТ 7D^S, у которых образование корневого каллюса происходило нормально. Несмотря на большую разницу в условиях проведения опыта (среда Линсмайер—Скуга, эксплантаты — корешки и узлы стебля), в этой работе, как и в нашей, особо выделялись линии ДТ 1A^L, ДТ 1B^L, ДТ 2B^L.

Нами было проведено изучение характера генных эффектов при наследовании признака интенсивность каллюсообразования у пшеницы. Для этого определяли относительную важность генов с аддитивными и неаддитивными (доминантными и эпистатическими) эффектами на основании сравнения дисперсий общей ($\sigma_{g_i}^2$) и специфической ($\sigma_{s_i}^2$) комбинационной способности у сортов и линий пшеницы по этому признаку. Оценку эффектов и дисперсий общей и специфической комбинационной способности проводили в системе диаллельных скрещиваний по методу 4 Гриффинга (Турбин и др., 1974).

Изучали комбинационную способность сортов пшеницы Чайниз Спринг (1), Опал (2), Питик 62 (3), Ленинградка (4), Минская 1 (5) и ДТ-линий сорта Чайниз Спринг пятой гомеологической группы: ДТ 5A^L (1A), ДТ 5B^L (1B), ДТ 5D^L (1D). Было проведено четыре схемы диаллельных скрещиваний:

I схема

1×2

1×3 2×3

1×4 2×4 3×4

1×5 2×5 3×5 4×5

II схема

$1A \times 2$
 $1A \times 3 \quad 2 \times 3$
 $1A \times 4 \quad 2 \times 4 \quad 3 \times 4$
 $1A \times 5 \quad 2 \times 5 \quad 3 \times 5 \quad 4 \times 5$

III схема

$1B \times 2$
 $1B \times 3 \quad 2 \times 3$
 $1B \times 4 \quad 2 \times 4 \quad 3 \times 4$
 $1B \times 5 \quad 2 \times 5 \quad 3 \times 5 \quad 4 \times 5$

IV схема

$1D \times 2$
 $1D \times 3 \quad 2 \times 3$
 $1D \times 4 \quad 2 \times 4 \quad 3 \times 4$
 $1D \times 5 \quad 2 \times 5 \quad 3 \times 5 \quad 4 \times 5$

В анализ были включены только прямые гибриды F_1 , т. е. 10 комбинаций в каждой схеме скрещиваний. Повторность каждой комбинации 14-кратная. Каллюсную культуру получали из зародышей зрелых гибридных семян на среде В-5 с 2 мг/л 2,4-Д. Инициация каллюса наблюдалась в 100% случаев у всех гибридных комбинаций. Интенсивность каллюсообразования оценивали по сырой массе первичного каллюса, которую определяли через 40 сут после помещения эксплантата на среду.

Средние массы каллюса гибридов пшеницы вносили в диаллельную таблицу 22. На первом этапе анализа

Т а б л и ц а 22

Диаллельная таблица средних значений массы каллюса (мг) гибридных комбинаций 5 сортов пшеницы (I схема скрещиваний)

Отцовская форма	Материнская форма					X_i
	Чайниз Спринг	Опал	Питик 62	Ленинградка	Минская 1	
Чайниз Спринг	0	22,40	18,33	18,52	22,46	81,75
Опал	22,40	0	30,12	21,80	28,26	102,64
Питик 62	18,33	30,12	0	22,84	30,30	102,09
Ленинградка	18,52	21,80	22,84	0	23,82	86,98
Минская 1	22,46	28,26	30,30	23,82	0	104,84

$X \dots = 239,14$

Таблица 23

Дисперсионный анализ массы каллюса, полученного из зародышей зрелых семян гибридов пшеницы (I схема скрещиваний)

Источники варьирования	Сумма квадратов	Степени свободы	Средние квадраты	F факт	F табл	
					P=0,05	P=0,01
Общее	1723,16					
Между гибридами	2358,10	9	262,01	2,30	1,96	2,59
Между повторностями	1530,54	13	117,73	1,03	1,85	2,36
Случайные отклонения	13348,52	117	114,09			

Таблица 24

Дисперсионный анализ комбинационной способности 5 сортов пшеницы, включенных в I схему диаллельных скрещиваний

Источник варьирования	Сумма квадратов	Степени свободы	Средние квадраты	F факт	F табл	
					P=0,05	P=0,01
ОКС	145,64	4	36,41	4,47	2,46	3,51
СКС	22,79	5	4,56	—	2,30	3,20
Случайные отклонения	953,47	117	8,15			

данных проверяли нулевую гипотезу об отсутствии генотипических различий между гибридами с помощью двухфакторного дисперсионного анализа (табл. 23). Как видно, нулевая гипотеза отвергается с вероятностью 0,95 ($P < 0,05$). Это позволило перейти к анализу различий по комбинационной способности родительских линий. Сумма квадратов по гибридам обусловлена генотипическими различиями в интенсивности каллюсообразования. Ее разлагали на сумму квадратов общей (ОКС) и специфической (СКС) комбинационной способности методом дисперсионного анализа (табл. 24). Изменчивость общей комбинационной способности была высоко достоверна ($P < 0,01$). Изменчивость СКС признака в целом по группе линий незначительна. Это значит, что при исследовании у изучаемых сортов признака интенсивность каллюсообразования аддитивные генные эффекты намного важнее, чем доминантные и эпистатические. Причем более всего это касается эуплоидной формы Чайниз

Спринг, имеющей самую высокую дисперсию ОКС (табл. 25).

Аналогичные результаты получены Buiatti et al. (1974) у инбредных линий цветной капусты. Ими было установлено, что признак роста каллюса контролируется по аддитивному способу. В то же время анализ компонентов генотипической изменчивости каллюсообразования в культуре изолированных тканей тритикале показал, что главная роль в наследовании данного признака может быть отведена генам с доминантными и эпистатическими эффектами (Ермишин, Божко, 1981).

Большой интерес представляло изучить, каким образом отсутствие плеч у определенной пары гомологичных хромосом пшеницы сорта Чайниз Спринг влияет на относительную важность аддитивных или неаддитивных генных эффектов при формировании признака интенсивности каллюсообразования. Для выяснения этого вопроса были проанализированы данные II, III и IV схем диаллельных скрещиваний, в которых по сравнению с I схемой вместо эуплоидов пшеницы Чайниз Спринг в гибридные комбинации включались соответственно ДТ-линии $5A^L$, $5B^L$, $5D^L$.

При проверке нулевой гипотезы об отсутствии у гибридов генотипических различий по изучаемому признаку были получены достоверные различия между гибридными комбинациями III и IV схем скрещиваний. Гибридные комбинации II схемы (с линией ДТ $5A^L$) не про-

Таблица 25

Оценка эффектов общей (g_i), констант специфической (s_{ij}), дисперсии общей ($\sigma_{g_i}^2$) и специфической ($\sigma_{s_i}^2$) комбинационной способности 5 сортов пшеницы и их гибридных комбинаций (I схема скрещиваний)

Отцовская форма	Материнская форма					g_i	$\sigma_{s_i}^2$	$\sigma_{g_i}^2$
	Чайниз Спринг	Опал	Питик 62	Ленинградка	Минская 1			
Чайниз Спринг	0	0,79	-2,29	2,10	0,08	-4,61	-0,83	19,04
Опал	0,79	0	1,87	-1,57	-1,08	2,53	-2,84	3,35
Питик 62	-2,97	1,87	0	-0,21	1,30	2,01	-0,76	1,88
Ленинградка	2,10	-1,57	-0,21	0	-0,31	-2,86	-3,09	5,98
Минская 1	0,08	-1,08	1,30	-0,31	0	3,10	-4,45	7,42

Оценки эффектов общей (g_i), констант специфической (s_{ij}), варiances общей ($\sigma_{g_i}^2$) и специфической ($\sigma_{s_{ij}}^2$) комбинационной способности сортов и линии пшеницы и их гибридных комбинаций (III схема скрещиваний)

Отцовская форма	Материнская форма					g_i	$\sigma_{s_i}^2$	$\sigma_{g_i}^2$
	Чайниз Спринг, ДТ 5B ^L	Опал	Питик 62	Ленинградка	Минская 1			
Чайниз Спринг, ДТ 5B ^L	0	1,56	-6,23	6,76	-2,09	-4,92	22,88	21,24
Опал	1,56	0	4,05	-3,86	-1,75	2,05	4,71	1,18
Питик 62	-6,23	4,05	0	-2,28	4,46	-0,35	19,21	-2,89
Ленинградка	6,76	-3,86	-2,28	0	-0,63	1,42	14,50	-1,01
Минская 1	-2,09	-1,75	4,46	-0,63	0	1,81	1,69	0,26

явили достоверной изменчивости, поэтому в дальнейший анализ эти данные включены не были.

Сумму квадратов по гибридам в III и IV схемах разлагали на сумму квадратов ОКС и СКС и анализировали методом дисперсионного анализа. Выявлено существование высокодостоверных различий ($P < 0,01$) как по общей, так и по специфической комбинационной способности в III схеме диаллельных скрещиваний. Это позволило перейти к оценке эффектов и варiances ОКС и СКС (табл. 26). В IV схеме скрещиваний изменчивость общей комбинационной способности незначительная, различия по СКС достоверны с уровнем значимости 0,05. Результаты вычисления эффектов и варiances ОКС и СКС приведены в табл. 27.

Сравнение варiances ОКС и СКС ДТ-линий сорта Чайниз Спринг в III и IV схемах скрещиваний показало одинаковую важность как аддитивных, так и неаддитивных эффектов в наследовании признака интенсивность каллюсообразования у ДТ 5B^L. У линии ДТ 5D^L намного важнее доминантные и эпистатические эффекты. Это значит, что отсутствие коротких плеч у гомологичных хромосом 5B и 5D существенно изменяет характер взаимодействия генов при наследовании данного признака у соответствующих линий по сравнению с эуплоидом — сортом Чайниз Спринг. Трудно судить о причинах этого

явления. Можно пока только констатировать факт значительного влияния эффекта присутствия — отсутствия плеча у гомологичных хромосом на баланс генов генома, что проявляется в изменении характера генных эффектов при наследовании способности к недифференцированному росту.

Каллюсная культура набора ДТ-линий пшеницы Чайниз Спринг представляется очень удачным модельным объектом не только для выявления и локализации генов, контролирующих интенсивность каллюсообразования, но и для изучения изменения их активности при смене условий выращивания культуры (Хотылева, Ермишин, 1980).

Установив, какие ДТ-линии «выделяются» на среде В-5 с 2 мг/л 2,4-Д (см. табл. 20), исследовали поведение дителоцентриков на среде другого состава: с иным содержанием и соотношением минеральных солей, витаминов и гормонов. С этой целью использовали питательную среду, содержащую макро- и микроэлементы по Мурасиге и Скугу (Murashige, Skoog, 1962), 100 мг/л инозита, 20 г/л сахарозы, 0,5 мг/л никотиновой кислоты, 0,5 мг/л пиридоксина HCl, 0,1 мг/л тиамина HCl, 2 мг/л глицина, 1 мг/л ИУК, 1 мг/л кинетина, 2 мг/л 2,4-Д, 8 г/л бактоагара; pH среды 5,8. Остальные условия опыта и порядок определения выхода сырой массы первичного каллюса были оставлены без изменений.

Таблица 27

Оценка эффектов общей (g_i), констант специфической (s_{ij}), варiances общей ($\sigma_{g_i}^2$) и специфической ($\sigma_{s_{ij}}^2$) комбинационной способности сортов и линий пшеницы и их гибридных комбинаций (IV схема скрещиваний)

Отцовская форма	Материнская форма					g_i	$\sigma_{s_i}^2$	$\sigma_{g_i}^2$
	Чайниз Спринг, ДТ 5D ^L	Опал	Питик 62	Ленинградка	Минская 1			
Чайниз Спринг, ДТ 5D ^L	0	—3,27	—4,61	5,89	1,99	—0,52	18,20	—18,68
Опал	—3,27	0	3,52	—0,56	0,31	—0,26	2,47	—2,07
Питик 62	—4,61	3,52	0	—0,97	2,06	1,31	7,62	—0,41
Ленинградка	5,89	—0,56	—0,97	0	—4,36	—0,29	12,98	6,45
Минская 1	1,99	0,31	2,06	—4,36	0	2,39	3,78	3,60

Таблица 28

Масса первичных каллюсов дителоцентрических по стандартному плечу линий пшеницы сорта Чайниз Спринг (среда MS с 2 мг/л 2,4-Д, 1 мг/л ИУК и 1 мг/л кинетина), мг

Гомеологическая группа	Геном		
	A	B	D
1	27,01±1,79*	43,78±11,01	41,01±6,97
2	33,01±5,26**	47,94±7,40	—
3	59,74±10,48	48,74±9,70	50,46±6,95
4	43,39±5,05	55,15±12,57	—
5	52,80±9,76	55,23±8,76	40,82±3,21
6	48,54±9,49	28,09±2,86*	61,34±10,95
7	43,16±5,50	23,04±6,89*	54,08±10,65
Контроль (эуплоид 2n=42 сорта Чайниз Спринг)			55,59±7,34

* Разница с контролем достоверна при $P < 0,01$.

** Разница с контролем достоверна $P < 0,05$.

Как видно из табл. 28, отсутствие одного из плеч у хромосом 1A, 2A, 6B и 7B приводило к достоверному снижению интенсивности каллюсообразования у соответствующих линий (ДТ 1A^L, ДТ 2A^S, ДТ 6B^S, ДТ 7B^L) по сравнению с эуплоидом. Если сравнить эти данные с поведением дителоцентриков на среде В-5 с 2 мг/л 2,4-Д, нетрудно заметить, что линии ДТ 1A^L и ДТ 2A^S «выделялись» в обоих случаях, остальные вели себя по-разному в зависимости от состава питательной среды: ДТ 6B^S и ДТ 7B^L имели пониженную интенсивность каллюсообразования на среде Мурасиге—Скуга, а ДТ 1B^L и ДТ 2B^L — на среде В-5 Гамборга.

Следовательно, состав питательной среды может оказывать определенное влияние на активность генов, регулирующих процесс каллюсообразования. Использованная в данном опыте среда отличается от среды В-5 по набору макро- и микроэлементов; концентрация витаминов, особенно тиамина HCl, понижена, введены глицин, фитогормоны кинетин и ИУК. Поэтому трудно судить, какие из компонентов среды оказывают наиболее существенное влияние на активность генов, определяющих интенсивность каллюсообразования. Вероятнее всего, это фитогормоны (Novak et al., 1978).

Чтобы проверить данное предположение, определяли

выход сырой массы первичного каллюса у линий ДТ 1A^L, ДТ 2A^S и ДТ 7B^L при культивировании на среде В-5 с 2 мг/л 2,4-Д и различным соотношением кинетина, ИУК и НУК. Оказалось, что в некоторых вариантах разница между отдельными дителоцентриками и эуплоидом весьма значительна, в других — эти же линии от контроля не отличаются. Таким образом, состав питательной среды и входящих в нее фитогормонов может оказывать определенное влияние на активность генов, контролирующих интенсивность образования каллюса.

Использование ДТ-линий позволяет оценить роль отдельных хромосом в общей гомеостатичности сорта, т. е. выяснить, каким образом отсутствие плеча у определенной пары гомологичных хромосом сказывается на пластичности или стабильности сорта в различных условиях среды.

Определяли выход сырой массы первичного каллюса (35 сут культивирования) у пшеницы сортов Опал, Минская 1, Питик 62, Ленинградка, Чайниз Спринг (эуплоид), а также ДТ-линий 6A^L, 2B^L, 2B^S, 4B^S, 1D^L, 7D^S на 4 питательных средах. Использовали среду Уайта (1), характеризующуюся невысоким содержанием минеральных солей и витаминов, Мурасиге—Скуга (2) — наиболее «богатую» среду (высокие концентрации минеральных солей и сахарозы), В-5 Гамборга (3), наиболее подходящую для пшеницы, и В-5 Гамборга с пониженным до 10 г/л содержанием сахарозы (4). Концентрация 2,4-Д во всех средах — 2 мг/л. Другие гормональные добавки не применялись. Повторность опыта 8—10-кратная.

Стабильность сортов и линий в изменяющихся условиях культивирования оценивали по S. A. Eberhart, W. A. Russel (1966). Рассчитывали коэффициент регрессии b_i , который характеризует реакцию сортов на изменение уровня урожайности, и среднее квадратическое отклонение ($S_{d_i}^2$) этого показателя каждого сорта от его линии регрессии, отражающее амплитуду колебаний урожаев. Чем меньше числовое значение $S_{d_i}^2$, тем более стабильны урожаи конкретного сорта.

Почти все анализируемые сорта (табл. 29), кроме Чайниз Спринг, хорошо отзывались на улучшение условий культивирования (b_i близки к 1). Питик 62 показывал лучшие результаты в благоприятных ($b_i=2,82$), а Чайниз Спринг — в неблагоприятных ($b_i=-0,27$)

Таблица 29

Характеристика параметров стабильности сортов и линий пшеницы

Вариант	Номер среды				$\bar{x}_i$	Параметры стабильности	
	1	2	3	4		b_i	$S^2_{d_i}$
Опал	36,78	40,63	35,99	32,50	36,48	1,37	3,15
Минская 1	31,46	28,26	24,20	22,59	26,63	1,27	12,45
Питик 62	40,07	41,56	35,33	27,21	36,04	2,82	4,92
Ленинградка	19,48	25,86	24,10	19,59	22,26	0,93	9,29
Чайниз Спринг (эуплоид)	23,21	23,79	22,94	24,69	23,66	-0,27	3,54
ДТ 6A ^L	25,63	17,79	21,45	17,19	20,51	0,77	18,44
ДТ 2B ^L	20,01	24,77	26,08	15,36	21,56	1,87	10,41
ДТ 2B ^S	19,18	18,55	20,41	16,34	18,62	0,48	1,44
ДТ 4B ^S	12,43	20,23	19,18	17,85	24,39	0,61	2,88
ДТ 1D ^L	16,29	25,85	22,03	18,33	20,63	0,93	29,45
ДТ 7D ^S	24,26	20,59	24,86	21,41	28,13	0,23	6,20
$\bar{X}_j$	25,35	26,17	25,14	21,20	24,46		
Индексы условий I_j	0,88	1,71	0,68	-3,27			

Примечание. Исходные данные (средняя масса каллюса, мг) ограничены чертой.

условиях культивирования. В то же время сорт Чайниз Спринг оказался среди наиболее стабильных ($S^2_{d_i} = 3,54$).

Отсутствие плеча у определенной пары гомологичных хромосом вызывало весьма существенные (по сравнению с эуплоидом) изменения параметров стабильности у соответствующих ДТ-линий. Все они были более отзывчивы на улучшение условий культивирования. ДТ 2B^L ($b_i = 1,87$) показывала лучшие результаты в благоприятных условиях. Дителоцентрики 6A^L ($S^2_{d_i} = 18,44$) и 1D^L ($S^2_{d_i} = 20,45$) были значительно менее стабильны, чем сорт Чайниз Спринг.

Таким образом, наличие телоцентрических хромосом влияет на гомеостатические свойства сорта. Причем эффект одних хромосом сильнее, других — слабее. Дальнейшие исследования с использованием более широкого

набора ДТ-линий дадут новую интересную информацию по этому вопросу.

Одной из важнейших задач изучения культуры тканей пшеницы является определение условий индукции стеблевого органогенеза из каллюса и получение растений-регенерантов. Первые сообщения о регенерации из каллюса растений пшеницы относятся к 1969 г. Т. Adachi, Y. Katayama (1969) удалось получить растения из двух каллюсов мягкой пшеницы сорта Норин 60. Т. Schimada et al. (1969) регенерировали проростки пшеницы сорта Чайниз Спринг из шести каллюсов: в одном случае на среде Уайта без гормонов, в другом — с 0,1 мг/л 2,4-Д, в третьем — с 0,2 мг/л 2,4-Д и в трех случаях — на среде с 0,2 мг/л кинетина. Однако ни один из опробованных фитогормонов (кинетин, 2,4-Д, ИУК) не оказывал определенного влияния на дифференциацию стеблей.

D. Dudits et al. (1975) восстановили растения из каллюсов, иницированных из стеблей и стержня колоса мягкой пшеницы сорта Тобари. Стеблевой органогенез наблюдали на среде с зеатином (10^{-4} мМ), ИУК ($2 \cdot 10^{-2}$ мМ) и 2,4-Д (10^{-3} мМ) в 7% случаев, а также на среде с ИУК, 2,4-Д и кинетином (каллюс из стержня колоса). Дифференциация проростков из стеблевого каллюса происходила на среде с 10^{-4} мМ бензиладенина в 10% случаев. Субкультивирование приводило к утрате регенерационной способности.

A. F. Mascarenhas et al. (1975c) наблюдали образование стеблей из эксплантатов основания мезокотилея 3—6-дневных проростков пшеницы при переносе их на среду Смита с эдамином (1 г/л), инозитом (100 мг/л) и ИУК (5 мг/л). Получить растения-регенеранты из каллюса, прошедшего несколько пассажей, удалось только в том случае, когда пересаживали каллюс с прикрепленным к нему сегментом мезокотилея.

Работа S. S. Bhojwani, C. Hayward (1977) содержит данные об образовании стеблевых почек у четырех из шести корневых каллюсов пшеницы сорта Чайниз Спринг при культивировании их на среде В-5 с 2000 мг/л аспарагина в темноте. Используемые культуры прошли пять пассажей и не имели при этом признаков дифференциации. Однако воспроизвести эти результаты не удалось. И. Д. Мустафаев и др. (1976) вызывали редифференциацию побегов из каллюса третьего пассажа, по-

лученного из зародышей твердой пшеницы сортов Севиндж и Шарк, с помощью отмытого пищевого агара.

В опытах J. F. O'Hara, H. E. Street (1978) стеблевой органогенез из каллюса пшеницы сорта Maris Ranger наблюдался лишь изредка и не зависел от содержащихся в среде фитогормонов и их комбинаций (2,4-Д, ИУК, НУК, СРА, кинетин, 6-бензиладенин, зеатин, триакантин). В отличие от данных G. E. Green, R. L. Phillips (1975), полученных в экспериментах на кукурузе, не обнаружено зависимости регенерационной способности культуры от возраста зародыша (с момента опыления), из которого она инициирована. Не удалось установить такой зависимости и T. Shimada (1978).

H. Ogura, T. Shimada (1978) показали, что интенсивность стеблевого органогенеза из корневого каллюса пшеницы сорта Чайниз Спринг зависит: от продолжительности культивирования каллюса (шестимесячные культуры не дифференцировались), условий освещения (в темноте происходило снижение выхода растений-регенерантов даже из первичного каллюса), состава питательной среды или соотношения гормональных добавок.

A. Bennici, F. D'Amato (1978) восстановили растения-регенеранты из первичного каллюса пяти сортов и пяти линий твердой пшеницы *T. durum*. Эксплантаты мезокотила на среде Смита с 5 мг/л НУК, 100 мг/л инозита, 1 г/л гидролизата казеина при культивировании на свету уже через две недели образовывали стебли. Укорененные проростки переносили в почву и выращивали до получения семян.

Н. А. Загорска, П. Т. Савов (1979) испытывали пять вариантов сред для индукции органогенеза из каллюса пшеницы сортов Аврора, Безостая 1, Садово 1 и № 30. Чаще всего наблюдался интенсивный ризогенез. Стеблевые почки образовывались редко. Самое большое количество стеблей получено из ткани сорта № 30 и Садово 1. Из 14 регенерантов, укорененных на среде Уайта и высаженных в почву, большинство погибло на разных стадиях развития. От одного из регенерантов получено семенное поколение.

В статье T. Shimada (1978) приводятся результаты получения растений-регенерантов из каллюса мягкой пшеницы сортов Чайниз Спринг и *Salmon*. Каллюс инициировали из 4—15-дневных (с момента опыления) зародышей. При переносе на среду без 2,4-Д и культиви-

ровании на свету удалось индуцировать образование из каллюса зеленых проростков. Реставрировано около 40 растений. В. S. Ahloowalia (1982) получала каллюсную культуру из незрелых зародышей мягкой пшеницы сортов *Maris Huntsman*, *Siete cerros*, *Kleiber*, *Sicco*. На среде с 0,5 мг/л 2,4-Д и 1 мг/л зеатина из 120-дневного каллюса происходила стеблевая дифференциация. Проростки укореняли на среде с 1 мг/л ИУК. Регенерировали 46 растений. Многие из них погибли, не достигнув зрелости.

P. S. Ahuja et al. (1982) индуцировали каллюс из базальных 1,5-сантиметровых частей листьев проростков мягкой пшеницы на среде Мурасиге-Скуга с 2 мг/л 2,4-Д. На этой же среде получали каллюс из меристемы корня. Листовой каллюс, пассированный на среде с 0,05 мг ИУК и 0,5 мг/л 6-БАП, образовывал стебли. Корневой каллюс регенерировал только корни. Листовой каллюс, культивируемый в течение 6 мес, был использован для получения суспензионной культуры. Суспензию выращивали в течение 4 мес. Затем клеточные агрегаты высаживали на агаризованную среду Мурасиге—Скуга с 0,05 мг/л ИУК и 0,05 мг/л 6-БАП, где наблюдали индукцию побегов.

G. Gosch-Wackerle et al. (1979) удалось индуцировать дифференциацию проростков из трех видов каллюса: эмбрионального происхождения и полученных из стержня колоса и семян. Наибольший выход растений-регенерантов был из эмбрионального каллюса, наименьший — из каллюса, полученного из стержня колоса. Отмечена роль освещения и продолжительности субкультивирования. Использовали среду В-5 Гамборга с ИУК и зеатином.

Г. Н. Юркова и др. (1979, 1981) опробовали более 100 вариантов сред с различным соотношением ауксинов и цитокининов с целью определения оптимальных условий получения растений-регенерантов из каллюса мягкой пшеницы. Для 18 вариантов отмечено образование стеблей у 10—40% каллюсов. Наиболее эффективными оказались сочетания ИУК с кинетином и ИУК с кинетином. Цитокинины, применяемые отдельно, вызывали пожелтение каллюса и закладку стеблевых почек. Ауксины способствовали обильному корнеобразованию, в то время как цитокинины (выше 1,0 мг/л) ингибировали его. Указывается на благоприятное влияние непродолжительного охлаждения культуры до 4 °С.

R. G. Sears, E. L. Deckard (1982) пошли по другому пути: они не стали испытывать большое количество вариантов сред и гормонов, а сделали попытку выделить из широкого ряда сортов озимой пшеницы (38 генотипов) формы, легко дающие каллюс и растения-регенеранты. Наблюдали значительные различия между вариантами по проценту индукции каллюса, каллюсообразования, реакции на субкультивирование, по регенерационной способности. На среде Мурасиге — Скуга без 2,4-Д 18 генотипов регенерировали растения после 4 пассажей (90—125 дней), 5 генотипов — после 240 дней культивирования. Формы *ND 7532* и *Roughrider* оставались тотипотентными после 420 дней, причем *ND 7532* регенерировал растения стабильно и с достаточно высокой частотой. Получено 532 регенеранта, 510 завязали семена.

Большой интерес представляет работа J. C. Chin, K. J. Scott (1977). Авторы показали, что регенерационная способность культуры зависит от вида эксплантата, из которого получен каллюс: на среде без гормонов первичный эмбриональный каллюс образовывал стебли и корни, корневой каллюс — только корни, а каллюс, полученный из молодых колосьев, вообще не дифференцировался. В ходе продолжительного субкультивирования регенерационная способность эмбрионального и корневого каллюсов постепенно снижалась и в конце концов утрачивалась. Каллюсы, которые не регенерировали органов в течение двух недель культивирования на среде без гормонов, применяли для изучения влияния гормональных добавок на процессы корне- и стеблеобразования. Кинетин (5 мг/л) и НУК (1 мг/л) оказались достаточно эффективными при индукции стеблевого органогенеза из первичного каллюса, однако способность к дифференциации стеблей быстро падала с увеличением возраста культуры. Используемая авторами селективная система, т. е. отбор каллюсов, не дифференцировавшихся на среде без гормонов, позволяет, по их мнению, различать органогенез из так называемых замаскированных меристем, сохраняющихся в каллюсной массе, и *de novo* из каллюсных клеток под воздействием гормонов.

Вопрос о происхождении растений-регенерантов злаковых широко дискутируется (King et al., 1978). Причина этого в том, что в исследованиях по дифференциации стеблей из культуры соматических клеток часто исполь-

зуют в качестве экспериментального материала недавно иницированную каллюсную ткань. Такой каллюс, по-видимому, может содержать клеточные популяции, которые являются частью первичной меристемы. В присутствии ауксина (обычно 2,4-Д) развитие меристемы супрессировано. При удалении же экзогенного дедифференциатора возникает возможность регенерационных процессов из таких замаскированных меристем. Не случайно поэтому то, что при переносе на среду без гормонов каллюса корневого происхождения образуются в основном корни, так как в нем содержатся только корневые меристемы, из эмбрионального каллюса — благодаря наличию обоих типов меристем — и стебли, и корни, а из каллюса, полученного из колосьев, дифференциация не происходит, потому что он не содержит ни корневых, ни стеблевых меристем (Chin, Scott, 1977).

Так, W. W. Curre, R. L. Mott (1978) при проведении сравнительного анатомического изучения каллюсных культур и органогенеза из культивируемых тканей пшеницы, кукурузы и овса установили, что ткань пшеницы — это смесь корней и каллюсных клеток, т. е. так называемый псевдокаллюс (King et al., 1978). Случайное появление стеблей в культуре тканей пшеницы авторы связывают с дерепрессией стеблевых апексов при удалении из среды 2,4-Д. Действительно, культура тканей пшеницы довольно гетерогенна (Мустафаев и др., 1976; Сагамиелло, 1974). Однако она, несомненно, содержит большое количество истинных каллюсных клеток, из которых могут образовываться при определенных условиях организованные структуры, дающие начало растениям-регенерантам.

P. Ozias-Akins, I. K. Vasil (1982) получали каллюсную культуру из молодых соцветий и незрелых зародышей (10—14 дней после опыления). Выделено два типа каллюса, различающихся по морфогенетическим потенциям. Рыхлый каллюс, содержащий меристематические центры, в которых периферические клетки прекращали деления, удлинялись и могли быть легко отделены, продуцировал только корни. Глобулярный компактный каллюс, пролиферирующий из эпителиальных и субэпителиальных клеток щитка зародыша и из стержня и колосковых чешуй колоса, был способен регенерировать растения. Дифференциация в компактном каллюсе начиналась с образования на поверхности выемки с последующим

появлением трихомов и непосредственным развитием листовидных структур. Причем первоначально они не связаны с какой-либо меристемой побега. Многочисленные побеги впоследствии возникали у основания этих структур, которые можно считать модификацией щитка — характерной части зародыша злаковых. Авторы полагают, что, несмотря на то что типичные биполярные зародыши не образуются, регенерация растений происходит через эмбриогенез и раннее прорастание эмбрионидов.

Нами было проведено исследование анатомической структуры каллюсов пшеницы Чайниз Спринг, содержащихся в течение 30 сут на среде В-5 с 2 мг/л 2,4-Д, и каллюсов спустя 10 сут после перенесения их на регенерационную среду (В-5 с 4 мг/л кинетина, 1,5 мг/л ИУК и 0,3 мг/л НУК). Оказалось, что каллюсная ткань пшеницы включает в себя обширную меристематическую зону, ответственную за рост каллюса, и зону паренхимных недифференцированных клеток. В каллюсах, растущих на среде с 2,4-Д, нами не выявлено структур типа стеблевых апексов или корней. После перенесения каллюсов на среду для регенерации на их периферии закладывались стеблевые меристемы, четко прослеживалось образование сосудистых проводящих элементов, развитие почек.

В пользу того, что стеблевая дифференциация из культуры пшеницы может происходить из каллюсных клеток, свидетельствуют данные о получении регенерантов из каллюса корневого происхождения (Bhojwani, Hayward, 1977; Ogura, Shimada, 1978), из каллюса иницированного из тканей колоса (Dudits et al., 1975; Gosch-Wackerle et al., 1979; Ozias-Akins, Vasil, 1982), листа (Ahuja et al., 1982), а также многочисленные сообщения о получении гаплоидных растений-регенерантов из пыльцевого каллюса (см. обзор Юрковой и Левенко, 1982). Очевидно, что здесь не может идти речи о «замаскированных» меристемах.

По нашему мнению, злаковые, в том числе и пшеница, могут давать начало каллюсной культуре, которая при снятии дедифференцирующего воздействия 2,4-Д способна иницировать растения-регенеранты. Эти растения-регенеранты образуются как из первичных меристем эксплантата, что, по-видимому, имело место в опытах Черновой и др. (1975), Bennici, D'Amato (1978), Cure, Mott (1978), Mascarenhas et al. (1975 c), так и

de novo из каллюсных клеток. Процесс стеблевого органо-генеза возможен без наличия в среде фитогормонов (Мустафаев и др., 1976; Bhojwani, Hayward, 1977; Sears, Deckard, 1982; Shimada, 1978; Shimada et al., 1969). Однако добавка ауксинов и цитокининов в определенном соотношении оказывает весьма существенный эффект (Chin, Scott, 1977).

В нашей работе неоднократно удавалось индуцировать образование стеблей из каллюса пшеницы. Растения, иницированные из первичных меристем и из каллюсных клеток, заметно различаются. В первом случае наблюдается появление из центральной части каллюса, где сохраняются остатки эксплантата, мощного проростка. Во втором — на поверхности каллюса образуются многочисленные зеленые участки меристематизации, из которых появляются сначала бесформенные, опять-таки многочисленные стеблевые выросты, дающие начало побегам. В дальнейшем их можно разделить и получить таким образом из одного каллюса 10 и более регенерантов.

Применяемая нами методика получения каллюсной культуры, включающая отсечение верхушки эпикотилия и корешков, предотвращала стеблевой органо-генез вследствие развития репрессированных 2,4-Д апексов при переносе каллюсов на среду без дедифференциаторов. В тех случаях, когда развитие остатков стеблевых меристем все же происходило, наблюдалось образование жесткого темно-зеленого выроста с каллюсной тканью на дистальном конце. Он достигал длины 12—15 мм и далее не развивался.

В пользу того, что растения-регенеранты можно получать из каллюсной ткани пшеницы без применения экзогенных стимуляторов, говорят следующие данные. Ставили опыт с целью определения продолжительности роста первичной каллюсной культуры без пересадки на свежую среду. Ткань пшеницы сорта Чайниз Спринг росла в течение 3 мес. Отдельные каллюсы некротизировали и погибали, но большинство нормально развивалось, достигая внушительных размеров. При этом в некоторых случаях наряду с интенсивным ризогенезом появлялись типичные (как описано выше) многочисленные стеблевые почки и стебли. Это происходило, наверное, по причине того, что исходной концентрации 2,4-Д (2 мг/л) стало не хватать для поддержания активной пролифе-

рации большого количества каллюсной массы. Гормональный режим культуры изменился, что послужило толчком к началу дифференциации. При переносе таких культур на среду для регенерации и при культивировании на свету интенсивность органогенеза резко возросла. О появлении центров меристематизации, эмбриоподобных структур и стеблей к концу периода инициации каллюса сообщали также G. Gosch-Wackerle et al. (1979).

Анализируя данные о получении растений-регенерантов из каллюса пшеницы, можно выделить следующие факторы, определяющие интенсивность стеблевого органогенеза.

1. Генотип (растения-регенеранты получены лишь у нескольких сортов пшеницы; частота образования стеблей из каллюса различных сортов заметно различается).

2. Возраст культуры (по мере увеличения продолжительности культивирования каллюса регенерационная способность уменьшается и в конце утрачивается).

3. Вид эксплантата, из которого иницирован каллюс (наиболее подходящий эксплантат-зародыш).

4. Состав питательной среды и гормональных добавок, а также их соотношение.

5. Условия освещения.

Основное внимание в нашей работе мы уделяли 1-му, 4-му и отчасти 3-му факторам, так как они наименее изучены. Для выявления генетических факторов, определяющих способность к регенерации проростков из каллюса пшеницы, использовали набор ДТ-линий сорта Чайниз Спринг (Хотылева, Ермишин, 1979 а, б). Полученные в опыте по изучению генетического контроля каллюсообразования (см. табл. 20) культуры после взвешивания помещали на среду В-5 с 3 мг/л кинетина и 1 мг/л НУК. Инкубацию проводили на свету (лампы дневного света, фотопериод 16 ч). Через 40 сут подсчитывали количество каллюсов, регенерировавших стебли.

Так как размер выборок был невелик, то, естественно, можно было лишь ориентировочно выделить варианты, отличающиеся от контроля (эуплоид Чайниз Спринг) по проценту регенерации. В числе «подозрительных» оказались линии пятой гомеологической группы, у которых этот показатель был несколько выше (у ДТ 5A^L—50%, ДТ 5B^L—33%, ДТ 5D^L—43%, контроль 25%), шестой гомеологической группы и линии ДТ 1A^L, ДТ

2A^s, ДТ 3A^α, у которых стеблевой органогенез не наблюдался.

Для более точной оценки регенерационной способности получали первичный каллюс ДТ-линий 5A^L, 5B^L, 5D^L, 6A^α, 6B^s, 6D^L, 1A^L, 2A^s и 3A^α. Эксплантатами служили зародыши, выделенные из семян молочно-восковой спелости, зрелых семян и семян, хранившихся два года.

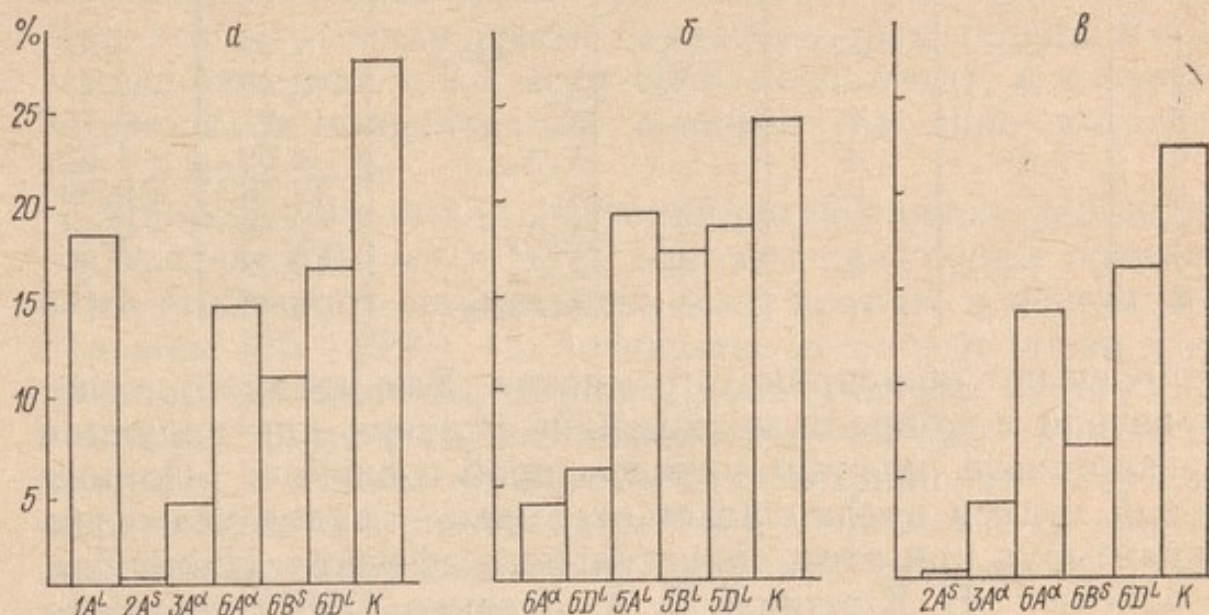


Рис. 17. Стеблевой органогенез из каллюса некоторых ДТ-линий пшеницы Чайниз Спринг, инициированного из зародышей зрелых семян (а), семян, хранившихся два года (б), и семян молочно-восковой спелости (в)

Число повторностей для каждого из вариантов было увеличено до 30. Каллюсы помещали на среду В-5 с 4 мг/л кинетина, 1,5 мг/л ИУК и 0,3 мг/л НУК.

Как видно из рис. 17, способность к дифференциации стеблей из каллюса существенно зависит от генотипа образца. Отсутствие определенных плеч хромосом приводит к снижению выхода растений-регенерантов. В отдельных случаях регенерация проростков из каллюса вообще не происходила (линия ДТ 2A^s) либо наблюдалась с очень низкой частотой (линии ДТ 3A^α, ДТ 6B^s, а также ДТ 6A^α и ДТ 6D^L из каллюса, полученного из семян, хранившихся два года). Вид эксплантата, из которого инициирован каллюс, т. е. физиологическое состояние клеток в начале эксперимента, также имеет большое значение (линии ДТ 6A^α и ДТ 6D^L).

Одним из решающих факторов успешного восстановления из каллюса растений-регенерантов является оптимальный гормональный режим. В литературе по этому

Матрица и результаты ПФЭ-2³ по оптимизации гормонального режима для регенерации растений из каллюса пшеницы

Номер среды	Кодированные переменные			Обозначение строк (факторы и их взаимодействие)	Выход процесса (Y_u), %	Коэффициент регрессии (b_i)
	X_1	X_2	X_3			
1	—	—	—	«1»	7,75	8,84
2	+	—	—	X_1	10,48	—2,28
3	—	+	—	X_2	13,97	—0,76
4	+	+	—	$X_1 X_2$	4,69	—1,87
5	—	—	+	X_3	12,26	—0,39
6	+	—	+	$X_1 X_3$	7,88	—0,64
7	—	+	+	$X_2 X_3$	10,49	—0,86
8	+	+	+	$X_1 X_2 X_3$	3,18	1,14

вопросу нет общепринятого мнения. Как правило, исследователи подбирали подходящие условия для индукции органогенеза простым методом проб и ошибок. Однако такой подход предполагает огромные трудозатраты, не гарантируя при этом значительного эффекта. Например, в работе Г. Н. Юрковой, Б. А. Левенко (1981) испытано более 100 вариантов сред с различным сочетанием ауксинов и цитокининов. Индуцировать регенерацию удалось лишь в 18 вариантах с частотой 10—40%.

По нашему мнению, в этом вопросе представляется перспективным использование методов математического планирования эксперимента (Ермишин, Подлиских, 1981; Хотылева, Ермишин, 1981). Опыт ставили по плану полного факторного эксперимента ПФЭ-2³. Первичные каллюсы пшеницы сорта Чайниз Спринг (после 40 сут культивирования) переносили на среды (8 вариантов), которые готовили в соответствии с матрицей планирования (табл. 30). Использовали среду В-5 без 2,4-Д. Изучали влияние следующих компонентов: X_1 —НУК, X_2 —ИУК, X_3 —кинетин. Концентрации факторов на среднем, верхнем и нижнем уровнях, единицы варьирования приведены в табл. 31. Культивирование проводили в конических колбах (250 мл), закрытых алюминиевой фольгой. В каждую колбу помещали по 20 первичных каллюсов, не имеющих признаков образования организованных структур. Повторность опыта трехкратная. Инкубацию проводили на свету (лампы дневного света, фотопериод 16 час). В таких условиях достигалась одинаковая освещенность культур и значительно по сравне-

нию с культивированием в пробирках возрастали возможности увеличения объема опыта.

Учитывали процент каллюсов, регенерировавших зеленые проростки за 30 сут. Результаты ПФЭ-2³ представлены в табл. 30. Статистическая оценка значимости коэффициентов регрессии показала, что значимым был только $b_1 = -2,28$ (значимы $|b_i| > 1,67$). Поэтому крутое восхождение проводили по одному фактору — НУК. Для этого готовили шесть вариантов сред (среда В-5 с 4 мг/л кинетина и 2,5 мг/л ИУК—основная), в которых варьировали концентрации α -нафтилуксусной кислоты (от 1,5 мг/л до 0).

Наибольший выход растений-регенерантов наблюдали на среде с 0,3 мг/л НУК. Процент каллюсов с признаками стеблевого органогенеза был, правда, в общем небольшим (25—30%). Но возникшие стеблевые почки, как правило, развивались хорошо, давая начало целым растениям. Кроме того, использованные методы позволили получить в точном количественном выражении ценную информацию о влиянии испытанных гормонов (в пределах концентраций опыта) на индукцию стеблевого органогенеза из каллюса.

Для каллюсных клеток культур высших растений характерна исключительно высокая кариотипическая изменчивость. Ядерные структуры регенерированных органов в основном отражают уровень гетерогенности клеточных популяций каллюса (Bennici, 1974). Следовательно, в результате регенерации растений из измененных клеток можно получить и генетически измененные формы, способные служить исходным материалом для селекции (Heinz, Mee, 1971; Liu, Chen, 1976, 1978). При этом процент мутантных линий достигает довольно больших величин (Кучеренко, 1979).

Таблица 31

Единицы варьирования λ и концентрации компонентов сред на среднем («0») верхнем («+») и нижнем («—») уровнях в опыте по плану ПФЭ-2³

Компонент среды	Фактор	«0»	«—»	«+»	λ
		мг/л			
НУК	X_1	1,5	0,5	2,5	1,0
ИУК	X_2	1,5	0,5	2,5	1,0
Кинетин	X_3	4,0	2,0	6,0	2,0

Следует, однако, заметить, что работ, посвященных изучению растений-регенерантов, полученных в культуре тканей, пока еще немного. Особенно это касается злаковых. Т. Shimada et al. (1969) удалось регенерировать из каллюса пшеницы сорта Чайниз Спринг, вырастить и получить семена двух растений, которые не отличались от контроля ни морфологически, ни по характеру кущения, ни по фертильности. Хромосомные наборы их были тоже нормальными ($2n=42$). Эуплоидными оказались и 78% корешков, регенерированных из весьма гетерогенного каллюса.

Подсчет числа хромосом в корешках четырех регенерантов пшеницы сорта *Salmon*, проведенный Т. Shimada (1978), не выявил отклонений от диплоидного набора. Аналогичные результаты сообщаются в работе Р. Ozias-Akins, I. K. Vasil (1982).

А. F. Mascarenhas et al. (1975 c) наблюдали широкий спектр изменчивости по ряду количественных признаков среди семенного поколения растений-регенерантов пшеницы сорта № 1-917. Так, из семи исследованных растений только два имели нормальное количество и среднюю массу семян. А. Bennici, F. D'Amato (1978) при подсчете числа хромосом в кончиках корня и клетках стебля растений-регенерантов твердой пшеницы *T. durum* выявили большое количество мозаиков: наряду с диплоидными встречались гаплоидные, тетраплоидные и анеуплоидные клетки. И это несмотря на то, что период культивирования тканей *in vitro* составлял всего 15—20 сут.

В. S. Ahloowalia (1982) отмечает у растений-регенерантов сортов мягкой пшеницы значительную вариабельность по высоте, толщине стебля, ширине листа, длине колоса, фертильности пыльцы, количеству завязавшихся семян и др. Попадались альбиносные растения, регенеранты с абортивными колосьями. Анализ мейоза показал, что в анафазе I исследованные клетки имели 42 хромосомы. В то же время нередко наблюдали униваленты, мосты, фрагменты, встречались тетрады с 1—2 микроядрами. Из 70 регенерантов мягкой пшеницы, полученных Р. S. Ahuja et al. (1982), 3 оказались альбиносными и 1 пестролистным.

Г. Н. Юркова с соавт. (Yurkova et al., 1982) провели цитологический анализ 65 растений, регенерированных из каллюсной ткани мягкой пшеницы сортов Саратовская 38 и Атис, а также их семенного поколения. Уста-

новлено, что структура их миксоплоидна. Наблюдалось преобладание гаплоидных и окологаплоидных хромосомных наборов у большинства растений. Диплоидные клетки у растений 5 линий вообще встречались крайне редко, а в некоторых случаях отсутствовали. Частота полиплоидных митозов была невысокой (до 8,5%). Уровень плоидности регенерантов стабилизировался лишь в 3—4-м семенных поколениях. Молодые растения, регенерированные из каллюса, отличались от обычных по скорости роста, высоте, количеству колосьев на ранних стадиях развития. Позднее эти отличия сглаживались.

Нами была поставлена задача изучить ряд биологических и цитогенетических показателей растений-регенерантов пшеницы Чайниз Спринг и их семенного поколения. Регенеранты получали из первичного каллюса. Высаживали их в поле или на УВР, где они завязывали семена. Часть семян использовали для изучения особенностей семенного поколения растений-регенерантов. Из другой части получали каллюсную культуру, из которой снова восстановили растения — так называемые дирегенеранты. Тем самым увеличивали вдвое время нахождения данного генотипа в состоянии недифференцированной каллюсной массы *in vitro*.

Растения-регенеранты, а также дирегенеранты заметно отличались от контрольных по целому ряду признаков. Как правило, они были низкорослы, развивались ненормально. Многие зацветали раньше обычного, не завязывая при этом семян. Нередко встречались растения с пониженной или, наоборот, с повышенной кустистостью. Выявлена изменчивость по окраске и форме колоса: красноватый оттенок (у сорта Чайниз Спринг колос соломенно-желтого цвета), колосья веретеновидной формы, с редуцированным числом цветков в отдельных колосках и др.

Однако наиболее измененные генотипы, по-видимому, либо погибали на разных стадиях развития растений-регенерантов, либо не завязывали семян. Это приводило к тому, что семенное поколение по некоторым показателям даже превосходило контроль. Семена, полученные от растений-регенерантов, в частности, имели более высокую энергию прорастания и всхожесть. Высота также превышала контрольный показатель. По морфологии растения семенного поколения регенерантов в основном не отличались от контроля, но попадались фор-

мы с некоторыми нарушениями (недоразвитый, компактный колос и др.).

Учет хромосомных aberrаций в мейозе у растений-регенерантов, дирегенерантов и их семенного поколения показал, что восстановленные из каллюса растения имеют повышенный по сравнению с контрольным уровень aberrаций в метафазе I и анафазе II, дирегенеранты — в метафазе I (статистически достоверна разница лишь для метафазы I у регенерантов). Растения семенного поколения регенерантов от контроля не отличались. Анализ тетрад растений-регенерантов и их семенного поколения также не выявил заметных отклонений от исходного сорта. У семи полученных из каллюса растений пшеницы удалось подсчитать число хромосом в меристематических клетках кончиков корешков. Все растения оказались эуплоидными ($2n=42$).

Таким образом, процесс регенерации растений из каллюсной ткани может сопровождаться рядом нарушений. Характер этих нарушений зависит от возраста культуры, ее цитогенетической однородности. Не последнюю роль, по-видимому, играет вид и сорт пшеницы, из которой инициирован каллюс, поскольку одни генотипы могут сохранять свою генетическую структуру при культивировании *in vitro* и при последующей дифференциации, другие менее стабильны. Развитие растений из каллюса протекает в совершенно ином гормональном режиме, чем в естественных условиях. Поэтому можно ожидать появление всевозможных модификаций.

Приведенные в этой главе сведения по культуре изолированных тканей пшеницы свидетельствуют о больших успехах, которых добились ученые всего за десять с небольшим лет. Если первоначально задачи исследований сводились лишь к получению каллюсной культуры пшеницы, а случаи индукции растений-регенерантов рассматривались как достижение, то по мере накопления знаний о метаболизме, цитогенетике культур, особенностях процесса органогенеза из каллюса, потребностях в элементах питательной среды, гормонах и других культура тканей пшеницы стала использоваться для решения самых разнообразных проблем. Особый интерес представляет применение данной модельной системы в генетических исследованиях. Работа в этом направлении только начинается. Однако уже первые результаты убедительно показали ее перспективность.

ЛИТЕРАТУРА

Артемова Н. В. Хромосомный контроль изоферментов эстеразы у ржи и тритикале.—Тр. по прикл. ботан. генет. и сел., 1979, т. 63, № 3, с. 71—75.

Ауземус Э. Р., Мак-Ниг Ф. Х., Шмидт Ю. У. Генетика и наследование.—В кн.: Пшеница и ее улучшение. М., 1970, с. 519.

Ахметов Р. Р., Булыгина Н. Г. Изучение совместимости генотипов различных сортов гороха посевного в культуре каллусной ткани.—В кн.: Культура клеток растений: Тез. докл. III Всесоюз. конф. (21—25 мая 1979 г.). Абовян, 1979, с. 182.

Биологический контроль в сельском хозяйстве/Под ред. Ф. М. Куперман.—М.: Изд-во МГУ, 1962.—276 с.

Биология развития растений/Под ред. М. Х. Чайлахяна.—М.: Наука, 1975.—230 с.

Боннер Д. Молекулярная биология развития.—М.: Мир, 1967.—179 с.

Бояркин А. Н. Быстрый метод определения активности пероксидазы.—Биохимия, 1951, т. 16, № 4, с. 352.

Булыгина Н. Г., Валиева Р. Д. Изучение интенсивности каллюсообразования у различных сортов и гибридов F_1 гороха посевного в культуре каллусной ткани.—В кн.: Природа гетерозиса и пути его использования в растениеводстве. Уфа, 1982, с. 129—136.

Булыгина Н. Г., Еркеев М. И. Интенсивность каллюсообразования у сортов гороха посевного с различным генотипом.—В кн.: Культура клеток растений: Тез. докл. III Всесоюз. конф. (21—25 мая 1979 г.). Абовян, 1979, с. 182—183.

Бутенко Р. Г. Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений.—М.: Наука, 1964.—272 с.

Бутенко Р. Г., Володарский А. Д. Специфика антигенов в цикле клеточных превращений в культуре тканей табака.—Физиол. раст., 1967, т. 14, № 6, с. 965—971.

Бутенко Р. Г., Холодова В. П., Урманцева В. В. Закономерности роста и некоторые корреляции между ростом и содержанием сахаров в клетках.—Физиол. раст., 1972, т. 19, № 5, с. 926—936.

Воронков Л. А. О биологической роли и механизме действия пероксидазы.—С.-х. биология, 1967, т. 2, № 1, с. 78—84.

Гупало П. И. Возрастные изменения растений и их значение в растениеводстве.—М.: Наука, 1969.—252 с.

Деева В. П., Хотылева Л. В., Шелег З. И., Санько Н. В. Генетический контроль изменения компонентного состава легкорастворимых белков растений пшеницы, обработанных 2,4-Д.—Докл. АН БССР, 1980а, т. 24, № 9, с. 851—854.

Деева В. П., Хотылева Л. В., Шелег З. И. и др. Влияние отдельных хромосом на компонентный состав легкорастворимых белков растений пшеницы.— Докл. АН БССР, 1980б, т. 24, № 7, с. 652—654.

Деева В. П., Шелег З. И. Физиология устойчивости сортов к гербицидам и ретардантам.— Минск: Наука и техника, 1976.— 248 с.

Добрынин Г. М. Рост и формирование хлебных и кормовых злаков.— Л.: Колос, 1969.— 275 с.

Дубовицкая Л. А., Кожин А. В. Разработка метода оптимизации питательной среды для культуры ткани груши.— В кн.: Тканевые и клеточные культуры в селекции растений. М., 1979, с. 155—159.

Дыленок Л. А., Яцевич А. П. Моносомный анализ некоторых количественных признаков у яровой пшеницы Питик 62. I: Высота растения, продуктивная кустистость.— В кн.: Генетика продуктивности сельскохозяйственных культур. Минск, 1978 а, с. 61—66.

Дыленок Л. А., Яцевич А. П. Моносомный анализ некоторых количественных признаков у яровой пшеницы Питик 62. II: Длина главного колоса, число колосков в колосе, плотность колоса, время колошения.— В кн.: Генетика продуктивности сельскохозяйственных культур. Минск, 1978 б, с. 67—73.

Еремеева Н. Е., Плакида Е. К., Диордиенко Е. П. Изменение интенсивности дыхания и активности ферментов в тканях органов куста винограда в течение вегетации.— Физиол. и биохим. культ. раст., 1979, т. 11, № 1, с. 73—79.

Ермишин А. П. Каллюсообразование в культуре *in vitro* у дителоцентрических линий мягкой пшеницы сорта Чайниз Спринг.— В кн.: Биологические основы рационального использования животного и растительного мира. Рига, 1978, с. 135—136.

Ермишин А. П., Божко И. И. Диаллельный анализ яровых трикале по признаку интенсивность каллюсообразования в культуре изолированных тканей.— В кн.: IV съезд Всесоюз. о-ва генетиков и селекционеров им. Н. И. Вавилова (Кишинев, 1—5 февр. 1982 г.): Тез. докл. Кишинев, 1982, ч. 5, с. 59.

Ермишин А. П., Подлиских В. Е. Получение растений-регенерантов из каллюсной культуры пшеницы и ржи.— В кн.: Биологические аспекты изучения и рационального использования животного и растительного мира. Рига, 1981, с. 37—38.

Загорска Н. А., Савов П. Г. Морфогенез и регенерация целых растений в культуре ткани *Triticum aestivum*.— В кн.: Культура клеток растений: Тез. докл. III Всесоюз. конф. (21—25 мая 1979 г.). Абовян, 1979, с. 126—127.

Иванцов А. И. Интенсивность каллусообразования у межлинейных гибридов кукурузы и их родительских форм.— В кн.: Культура клеток растений: Тез. докл. III Всесоюз. конф. (21—25 мая 1979 г.). Абовян, 1979, с. 179.

Иванцов А. И., Ахметов Р. Р. Проявление гетерозисного эффекта в культуре изолированных тканей у гибридов кукурузы.— В кн.: Вопросы физиологии и биохимии гетерозиса у растений. Уфа, 1980, с. 94—102.

Картель Н. А., Манешина Т. В. Каллусообразование у разных по генотипу растений ячменя (*Hordeum vulgare* L.) — Цитол. и генет., 1979, т. 11, № 6, с. 486—490.

Кежелите Д. М. Характеристика популяции клеток *Dioscorea deltoidea* Wall. в суспензионной культуре.— В кн.: Культура клеток растений. Киев, 1978, с. 57—64.

Козырева О. Г. Генетика признаков каллусообразования и корнеобразования у изолированных органов томатов и редиса: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Л., 1980.— 19 с.

Конарев В. Г., Елсакова Т. Н. Влияние некоторых физиологически активных веществ на нуклеиновые кислоты и клеточные структуры растений.— В кн.: Регуляторы роста растений и нуклеиновый обмен. М., 1965, с. 5—27.

Куперман Ф. М. Морфофизиологические приемы исследования растений.— Бюл. МОИП, 1952, т. 57, № 6, с. 64—72.

Куперман Ф. М. Морфофизиологический анализ этапов органогенеза различных жизненных форм покрытосеменных растений.— М.: Высш. школа, 1968.— 223 с.

Куперман Ф. М. Морфофизиология растений.— М.: Высш. школа, 1973.— 255 с.

Куперман Ф. М., Курлянчик И. А. Особенности органогенеза укропа пахучего (*Anethum graveolens* L.) в условиях различных световых режимов.— Докл. ВАСХНИЛ, 1973, № 3, с. 21—23.

Куперман Ф. М., Меремкулова Р. Н., Мурашев В. В. Морфофизиологический анализ формирования элементов потенциальной и реальной продуктивности колоса яровой пшеницы.— Докл. ВАСХНИЛ, 1974, № 4, с. 7—8.

Куперман Ф. М., Пономарев В. И. Биологический контроль за зерновыми культурами.— М.: ВНИИТЭИСХ МСХ СССР, 1972.— 81 с.

Куперман Ф. М., Ржанова Е. И. Биология развития растений.— М.: Высш. школа, 1963.— 424 с.

Кучеренко Л. А., Мамаева Г. Г. Изучение растений-регенерантов, полученных в культуре тканей риса.— Докл. ВАСХНИЛ, 1979, № 3, с. 10—12.

Ладонин В. Ф., Бекетова Л. И., Чивикина Т. В. Влияние галоидфенокислот на скорость синтеза РНК и белка в проростках гороха.— Тр. ВИАУ, 1971, № 51, с. 175—183.

Лелли Я. Селекция пшеницы. Теория и практика.— М.: Колос, 1980.— 384 с.

Лутова Л. А., Нарбут С. И., Фадеева Т. С. Изучение особенностей регенерации у инбредных линий и гибридов первого поколения редиса при использовании метода культуры изолированных органов и тканей.— В кн.: Культура клеток растений. Киев, 1978, с. 292—295.

Майстренко О. И. Цитологические исследования типа развития и времени колошения пшеницы *Triticum aestivum* L.— В кн.: Генетика и благосостояние человечества: Тр. XIV Междунар. генет. конгр. (М., 21—30 авг. 1978 г.). М., 1981, с. 439—451.

Майстренко О. И., Ермакова М. Ф., Талызина Г. Г. Моносомный анализ набухания клейковины зерна у высококачественных сортов мягкой пшеницы саратовской селекции.— В кн.: Цитогенетические исследования анеуплоидов мягкой пшеницы. Новосибирск, 1973, с. 246—257.

Майстренко О. И., Черных Л. С. Моносомный генетический анализ конечной высоты растений у сортов озимой пшеницы Кавказ и Скороспелка 35.— В кн.: Цитогенетические исследования анеуплоидов мягкой пшеницы. Новосибирск, 1973, с. 205—207.

Максимов В. Н., Пименова М. Н., Гречушкина Н. Н. Оптимизация состава питательной среды методом математического планирования эксперимента.— В кн.: Практикум по микробиологии. М., 1976, с. 153—162.

Максимов В. Н., Федоров Б. Ф. Применение методов математического планирования эксперимента при отыскании оптимальных условий культивирования микроорганизмов.—М.: Изд-во МГУ, 1969.—128 с.

Малюк В. И., Павлова М. К. Перспективы математического планирования эксперимента в исследованиях биологии культивируемых клеток растительного происхождения.—В кн.: Культура клеток растений. Киев, 1978, с. 42—47.

Малюк В. И., Павлова М. К., Тимохина Н. Т. и др. Репродукція in vitro клітин *Beta vulgaris* L. при спланованих модифікаціях поживного середовища. 4: Оптимізація середовища.—Укр. ботан. журн., 1977, т. 34, № 4, с. 340—347.

Мороз И. В. Физиолого-биохимическая характеристика конусов нарастания подсолнечника и кукурузы в процессе онтогенеза: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.—Киев, 1973.—25 с.

Мурашев В. В. Морфофизиологическая характеристика формирования потенциальной и реальной продуктивности видов *Triticum* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.—М., 1976.—25 с.

Мусияка В. К. Фитогормональная обеспеченность эмбриогенеза и каллусообразования у пшеницы.—В кн.: Регуляторы роста и развития растений: Тез. докл. I Всесоюз. конф. (12—14 окт. 1981 г.). М., 1981, с. 169—170.

Мустафаев И. Д., Карагезов Т. Г., Кулиева Ф. Д. Получение каллусной культуры пшеницы.—Изв. АН АзербССР. Сер. биол. наук, 1976, № 6, с. 54—58.

Образцов А. С. Изменение физиологической скороспелости растений в зависимости от длины дня.—Физиол. раст., 1969, т. 16, № 6, с. 1085—1088.

Павлова М. К., Малюк В. И. Контроль репродукции соматических клеток в суспензионной культуре изменением концентрации сахарозы в среде.—В кн.: Культура клеток растений. Киев, 1978, с. 65—68.

Павлова М. К., Тимохина Н. Т., Пивень Н. М. и др. Репродукція in vitro клітин *Beta vulgaris* L. при спланованих модифікаціях поживного середовища. 3: Аналіз компонентів середовища.—Укр. ботан. журн., 1977, т. 34, № 3, с. 252—256.

Писецкая Н. Ф. К вопросу о подборе питательной среды для культуры ткани женьшеня.—Растит. ресурсы, 1970, т. 6, № 4, с. 516—521.

Писецкая Н. Ф. Некоторые особенности роста культуры изолированной ткани женьшеня: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.—Владивосток, 1971.—29 с.

Прохоров М. Н., Чернова Л. К., Филин-Колдаков Б. Ф. Выращивание ткани пшеницы на культуре и восстановление целостного растения.—Докл. АН СССР, 1974, т. 214, № 2, с. 472—475.

Растениеводство/Под ред. В. Н. Степанова и В. И. Лукьянюк.—М.: Колос, 1971.—488 с.

Ремесло В. Н., Куперман Ф. М., Мурашев В. В. Особенности формирования продуктивности озимой пшеницы Мироновская 808 в условиях центральных районов Нечерноземной зоны.—Докл. ВАСХНИЛ, 1976, № 4, с. 2—4.

Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика.—Минск: Вышэйш. школа, 1973.—327 с.

Рубин Б. А., Ладыгина М. Е. Физиология и биохимия дыхания растений.—М.: Изд-во МГУ, 1974.—512 с.

Рыбалка А. И. Гибринологический и моносомный анализ компонентного состава глина у сортов мягкой пшеницы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Одесса, 1975.— 23 с.

Сапегин А. А. Детерминационные периоды в развитии колоса пшеницы и их значение для определения сроков подкормки и поливов ее.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1940, № 4, с. 7—9.

Сафонов В. И., Сафонова М. П. Исследование белков и ферментов растений методом электрофореза в полиакриламидном геле.— В кн.: Биохимические методы в физиологии растений. М., 1971, с. 113—136.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений.— М.: Сов. наука, 1952.— 392 с.

Суриков И. М. Получение каллуса при эксплантации продольно разрезанных зерновок пшеницы.— Тр. по прикл. ботан., генет. и селек., 1980, т. 67, № 3, с. 58—63.

Синнот Э. Морфогенез растений.— М.: Изд-во ин. лит-ры, 1963.— 603 с.

Турбин Н. В., Каминская Л. Н. Реципрокная селекция на комбинационную способность инбредных линий кукурузы.— Генетика, 1969, т. 5, № 7, с. 5—7.

Турбин Н. В., Федоров А. К., Мищенко В. К. Биологические основы получения рекордных урожаев пшеницы (на примере Пржевальского ГСУ).— С.-х. биология, 1976, т. 11, № 5, с. 666—670.

Турбин Н. В., Хотылева Л. В., Каминская Л. Н. Периодический отбор в селекции растений.— Минск: Наука и техника, 1976.— 140 с.

Турбин Н. В., Хотылева Л. В., Тарутин Л. А. Диаллельный анализ в селекции растений.— Минск: Наука и техника, 1974.— 184 с.

Туркова Н. С. Дыхание растений.— М.: Изд-во МГУ, 1963.— 291 с.

Уоддингтон К. Морфогенез и генетика.— М.: Мир, 1964.— 259 с.

Устенко Г. П., Белоусов А. М. Особенности прохождения отдельных этапов органогенеза у озимых пшениц интенсивного типа в условиях орошения.— Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1974, № 8, с. 83—88.

Фадеева Т. С., Лутова Л. А., Козырева О. Г. Изучение процесса регенерации как генетического признака с использованием метода культуры изолированных органов.— Исслед. по генет., 1974, № 5, с. 63—71.

Фадеева Т. С., Лутова Л. А., Евстигнева Т. А. Регенерация и каллусообразование у растений как генетический признак. Эксплантация семядолей редиса и изменение в этом процессе изотимного спектра пероксидаз.— В кн.: Проблемы онкологии и тератологии растений. Л., 1975 а, с. 55—58.

Фадеева Т. С., Лутова Л. А., Нарбут С. И., Козырева О. Г. Изучение изменчивости семядолей инбредных линий редиса по признаку «регенерационная способность».— В кн.: Проблемы онкологии и тератологии растений. М., 1975 б, с. 58—60.

Фадеева Т. С., Лутова Л. А., Козырева О. Г. Регенерация как метод анализа функции генов.— Исслед. по генет., 1976 а, № 7, с. 130—142.

Фадеева Т. С., Нарбут С. И., Лутова Л. А. Регенерация и каллусообразование у растений как генетический признак. III: Изменчивость по признаку корне- и каллусообразование у изолированных семядолей редиса и морфобиологические особенности растений.— Исслед. по генет., 1976 б, № 6, с. 135—146.

Фадеева Т. С., Лутова Л. А., Нарбут С. И., Козырева О. Г. Изучение соотношения между ростом и биосинтетической активностью в культуре тканей редиса с целью анализа действия гена в развитии.— В кн.: Культура клеток растений. Киев, 1978, с. 288—291.

Федоров Н. И. Продуктивность пшеницы.— Саратов: Приволж. кн. изд-во, 1980.— 175 с.

Хавкин Э. Е. Индуцированный синтез ферментов в процессе роста и морфогенезе растений.— М.: Наука, 1969.— 168 с.

Хатылева Л. У., Шавялуха Т. А. Генетичны кантроль фарміравання элементаў прадукцыйнасці у яравой пшаніцы.— Весці АН БССР. Сер. біял. навук, 1979, № 4, с. 56—61.

Хатылева Л. У., Ярмішын А. П. Выкарыстанне метадаў матэматычнага планавання эксперымента з мэтай аптымізацыі пажыўнага асяроддзя для культуры ізаляваных тканак пшаніцы.— Весці АН БССР. Сер. біял. навук, 1979, № 2, с. 23—27.

Хатылева Л. В., Деева В. П., Бадулина Е. И. Влияние отдельных хромосом на характер изменения содержания нуклеиновых кислот растений пшеницы, обработанных 2,4-Д.— Докл. АН БССР, 1981 а, т. 25, № 7, с. 664—666.

Хатылева Л. В., Деева В. П., Шевелуха Т. А. и др. Генетический контроль устойчивости растений пшеницы к воздействию 2,4-Д.— Докл. АН БССР, 1981 б, т. 25, № 4, с. 366—368.

Хатылева Л. В., Дыленок Л. А., Каминская Л. Н., Яцевич А. П. Определение хромосом, ответственных за развитие некоторых количественных признаков у яровой пшеницы.— В кн.: Гетерозис и количественная наследственность. Минск, 1977, с. 3—8.

Хатылева Л. В., Ермишин А. П. Изучение генетической регуляции каллусообразования и стеблевого органогенеза из каллуса у пшеницы.— В кн.: Культура клеток растений: Тез. докл. III Всесоюз. конф. (21—25 мая 1979 г.). Абовян, 1979 а, с. 180.

Хатылева Л. В., Ермишин А. П. Каллюсообразование и стеблевой органогенез в культуре *in vitro* у дителоцентрических линий мягкой пшеницы сорта Чайниз Спринг.— Докл. АН БССР, 1979 б, т. 23, № 1, с. 85—87.

Хатылева Л. В., Ермишин А. П. Оптимизация питательной среды для культуры изолированных тканей пшеницы с помощью методов математического планирования эксперимента.— В кн.: Культура клеток растений: Тез. докл. III Всесоюз. конф. (21—25 мая 1979 г.). Абовян, 1979 в, с. 181.

Хатылева Л. В., Ермишин А. П. Каллюсообразование в культуре *in vitro* у дителоцентрических линий мягкой пшеницы сорта Чайниз Спринг в зависимости от состава питательной среды.— Докл. АН БССР, 1980, т. 24, № 2, с. 186—187.

Хатылева Л. В., Ермишин А. П. Определение гормонального режима, оптимального для индукции растений-регенерантов из каллуса пшеницы.— В кн.: Регуляторы роста и развития растений: Тез. докл. I Всесоюз. конф. (12—14 окт. 1981 г.). М., 1981, с. 180.

Хатылева Л. В., Шевелуха Т. А., Стальмакова Р. Н. Генетический контроль линейного роста стебля у яровой пшеницы.— В кн.: Генетика продуктивности сельскохозяйственных культур. Минск, 1978, с. 40—48.

Хатылева Л. В., Ермишин А. П., Божко И. И. Прогнозирование комбинационной способности форм яровых тритикале с помощью метода культуры изолированных тканей.— Докл. АН БССР, т. 26, № 12, с. 1133—1135.

Цильке И. А. Моносомный анализ веса зерна с колоса у мягкой яровой пшеницы.— Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол. наук, 1974, т. 3, № 15, с. 85—90.

Цильке И. А., Цильке Р. А. Моносомный анализ числа колосков в колосе мягкой яровой пшеницы.— Генетика, 1974, т. 10, № 9, с. 5—10.

Цильке И. А., Майстренко О. И., Герасенков Б. И. Моносомный анализ количественных признаков гибридов мягкой пшеницы.— Науч. тр. Сиб. НИИСХ, 1973, № 4, с. 8—12.

Цильке Р. А., Цильке И. А. Моносомный анализ плотности колоса у мягкой яровой пшеницы.— Генетика, 1973, т. 9, № 5, с. 5—14.

Цингер Н. В. Семя, его развитие и физиологические свойства: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук.— М., 1957.— 20 с.

Цыбулько В. С., Жмурко В. В., Сухов В. Е., Мищенко С. В. О связи темпов индивидуального развития растений с активностью ферментов.— Тр. Харьк. СХИ, 1975, № 206, с. 102—117.

Цыбулько В. С., Ястребов Ф. С. Особенности трофических и ростовых процессов у яровых и озимых хлебов в связи с темпами их развития.— Тр. Харьк. СХИ, 1969, № 74, с. 23—41.

Чернова Л. К., Прохоров М. Н., Филин-Колдаков Б. В. Сравнение дедифференцирующего воздействия 2,4-Д и 4-амино-3,5-6-трихлорпиколиновой кислоты на ткани бобовых и злаковых растений.— Физиол. раст., 1975, т. 22, № 1, с. 170—175.

Четвериков А. Г., Станко С. А., Суханов В. М. и др. Фото-сенсibilизированное образование свободных радикалов и пигментов в культуре тканей растений.— В кн.: Культура клеток растений: Тез. докл. III Всесоюз. конф. (21—25 мая 1979 г.). Абовян, 1979, с. 194.

Шамина З. Б., Бутенко Р. Г. Оптимизация питательной среды для культуры ткани *Vicia faba* L.— Физиол. раст., 1976, т. 23, № 6, с. 1264—1268.

Шевелуха В. С. Закономерности временного хода роста сельскохозяйственных растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук.— М., 1971.— 50 с.

Шевелуха В. С., Шевелуха Т. А. Ауксонографический метод контроля за ростом полевых культур.— С.-х. биология, 1968, т. 3, № 23, с. 617—423.

Юркова Г. Н., Левенко Б. А. Влияние регуляторов роста на пролиферацию каллуса у разных видов пшеницы и морфогенез в культуре ткани мягкой пшеницы.— В кн.: Регуляторы роста и развития растений: Тез. докл. I Всесоюз. конф. (12—14 окт. 1981 г.). М., 1981, с. 182—183.

Юркова Г. Н., Левенко Б. А. Изолированная культура пыльников злаков.— В кн.: Экспериментальная генетика растений. Киев, 1982, с. 46—65.

Юркова Г. Н., Левенко Б. А., Новожилов О. В. Культура ткани и клеток пшеницы *Triticum aestivum*.— В кн.: Культура клеток растений: Тез. докл. III Всесоюз. конф. (21—25 мая 1979 г.). Абовян, 1979, с. 122—123.

Юркова Г. Н., Левенко Б. А., Птичникова И. Б. Получение культур ткани ряда видов бобовых и злаков.— В кн.: Экспериментальная генетика растений. Киев, 1977, с. 131—138.

Adachi T., Katayama Y. Callus formation and shoot differentiation in wheat tissue culture.— Bull. Faculty Agriculture, Univ. Miyazaki (Japan), 1969, N 16, p. 77—82.

Ahloowalia B. S. Plant regeneration from callus culture in wheat.—*Crop Sci.*, 1982, vol. 22, N 2, p. 405—410.

Ahuja P. S., Pental D., Cocking E. C. Plant regeneration from leaf base callus and cell suspensions of *Triticum aestivum*.—*Z. Pflanzenzucht.*, 1982, vol. 89, N 2, p. 139—144.

Allan R. E., Vogel O. A. F₂ monosomic analysis of culm length in wheat crosses involving semi-dwarf Norin-10-Brevor 14 and the Chinese Spring series.—*Crop. Sci.*, 1963, vol. 13, p. 538—540.

Arnisson P. G., Boll W. G. The effect of 2,4-D and kinetin on the activity and isoenzyme pattern of various enzymes in cotyledon cell suspension cultures of bush bean.—*Can. J. Bot.*, 1978, vol. 56, N 18, p. 2185—2195.

Asami H., Shimada T., Inomata N., Okamoto M. Preliminary report on variation of chromosome constitution in cultured callus of different lines of Chinese Spring wheat.—*Wheat Inf. Serv.*, 1972, N 35, p. 10.

Asami H., Shimada T., Inomata N., Okamoto M. Chromosome constitution in cultured callus cells from four aneuploid lines of the homoeologous group 5 of *Triticum aestivum*.—*Japan. J. Genet.*, 1975, vol. 50, N 4, p. 283—289.

Baier A. C., Zeller F. G., Reiner L., Fischbeck G. Monosomenanalyse des Lagenwachstums der kurzstrohigen somerweizensorte «solo».—*Z. Pflanzenzucht.*, 1974, vol. 72, N 3, p. 181—198.

Barber H. N., Driscoll C. S., Long P. M., Vickery R. S. Protein genetics of wheat and homollogens relationships of chromosomes.—*Nature*, 1968, N 218, p. 450—454.

Baroncelli S., Buiatti M., Bennici A. Genetics of growth and differentiation in vitro of *Brassica oleraceae* var. *botrytis*. I: Differences between six inbred lines.—*Z. Pflanzenzucht.*, 1973, vol. 70, N 2, p. 99—107.

Baroncelli S., Buiatti M., Bennici A. et al. Genetics of growth and differentiation in vitro of *Brassica oleraceae* var. *botrytis*. III: Genetic correlations and ontogenetic unity.—*Z. Pflanzenzucht.*, 1974, vol. 72, N 4, p. 275—282.

Baroncelli S., Buiatti M., Bennici A. et al. Genetic control of in vitro and in vivo growth in hexaploid wheat. I: Behaviour of ditelocentric lines.—*Z. Pflanzenzucht.*, 1978, vol. 80, N 2, p. 109—116.

Bayley J. M., King J., Gamborg O. L. The effect of the source of inorganic nitrogen on growth and enzymes of nitrogen assimilation in soibean and wheat cells in suspension cultures.—*Planta*, 1972, vol. 105, N 1, p. 15—24.

Bendane F. E., Galston A. W., Penny P. J. Recovery of labeled ribonucleic acid following administration of labeled auxin to green pea stem sections.—*Plant Physiol.*, 1965, vol. 40, N 6, p. 983—997.

Bennici A. Cytological analysis of roots, shoots and plants regenerated from suspension and solid in vitro cultures of haploid *Pelargonium*.—*Z. Pflanzenzucht.*, 1974, vol. 72, N 3, p. 199—205.

Bennici A., D'Amato F. In vitro regeneration of durum wheat plants. I: Chromosome numbers of regenerated plantlets.—*Z. Pflanzenzucht.*, 1978, vol. 81, N 4, p. 305—311.

Bhojwani S. S., Hayward C. Some observations and comments on tissue culture of wheat.—*Z. Pflanzenphysiol.*, 1977, vol. 85, N 4, p. 341—347.

Bhowal J. G. An unusual transmission rate of the deficient male

gamete in a substitution monosomic of chromosome 3D in wheat.—*Can. J. Bot.*, 1964 a, vol. 42, p. 1321—1328.

Bhowal J. G. Comparative growth and function of normal and deficient pollen in substitution monosomic of chromosome 3D in wheat.—*Can. J. Bot.*, 1964 b, vol. 42, p. 1329—1333.

Bhowal J. C. Location of genes for dwarfing in the wheat variety Sonora 64.—*Ind. J. Genet.*, 1970, vol. 30, N 1, p. 170—177.

Box G. E. P., Wilson K. B. On the experimental attainment of optimum conditions.—*J. Roy. Statist. Soc. B.*, 1951, vol. 13, N 1, p. 1—45.

Boyce S. W. A preliminary study of the inheritance of grain weight in wheat.—*N. Z. J. Sci. and Tech.*, 1948, vol. 30A, p. 13—22.

Boyde W. J., Lee J. W. The control of wheat gluten synthesis at the genome and chromosome levels.—*Experientia*, 1967, vol. 12, p. 332—333.

Boyde W. J., Singh B. B. Genetic studies on vernalization and photoperiodic responses in wheat.—In: *Proc. 4th Int. Wheat Genet. Symp.* (Columbia, 1973). Columbia, 1973, p. 781—782.

Brown J. Control of endosperm proteins in *Triticum aestivum* (var. *Chinese Spring*) and *Aegilops umbellulata* by homoeologous group I chromosomes.—*Genetics*, 1979, vol. 93, N 1, p. 189—200.

Brown J. Genetic variation in wheat endosperm proteins: an analysis by two-dimensional electrophoresis using intervarietal chromosomal substitution lines.—*Theor. Appl. Genet.*, 1981, vol. 59, N 6, p. 361—371.

Buiatti M., Baroncelli S., Bennici A. et al. Genetics of growth and differentiation, in vitro of *Brassica oleraceae* var. *botrytis*. II: An in vitro and in vivo analysis of a diallel cross.—*Z. Pflanzenzucht.*, 1974, vol. 72, N 4, p. 269—274.

Bullock W. P., Boenziger P. S., Schaeffer G. W., Bottino P. J. Anther culture of wheat (*Triticum aestivum* L.) F_1 's and their reciprocal crosses.—*Theor. Appl. Genet.*, 1982, vol. 62, N 2, p. 155—159.

Caporali L. Le comportement in vitro de racines de *Triticum aestivum* vulgare L.—*C. r. Acad. Sci. Ser. D.*, 1975, vol. 275, N 21, p. 2347—2350.

Caramiello R. Cultura in vitro di cellule differenziate di *Triticum vulgare* Vill.—*J. Bot. Italy*, 1974, vol. 104, N 1, p. 49—59.

Chin J. C., Scott K. J. Studies on the formation of roots and shoots in wheat callus cultures.—*Ann. Bot.*, 1977, vol. 41, N 173, p. 473—481.

Collins G. B., Vian W. E., Phillips G. C. Use of 4-amino-3,5,6-trichloropicolinic acid as an auxin source in plant tissue cultures.—*Crop Sci.*, 1978, vol. 18, N 2, p. 286—288.

Cubbada R. Aneuploid analysis of soluble proteins in *Triticum*.—*Genet. Agr.*, 1979, vol. 33, N 2—4, p. 299—298.

Gubbada R., Quattrucci E. Separation by gel electrofocusing and characterization of wheat esterases.—*J. Sci. Food Agric.*, 1974, vol. 25, p. 320—321.

Cure W. W., Mott R. L. A comparative anatomical study of organogenesis in cultural tissues of maize, wheat and oats.—*Phys. Plant.*, 1978, vol. 42, N 1, p. 91—96.

Dudits D., Nemet G., Haydu L. Study of callus growth and organ formation in wheat (*Triticum aestivum*) tissue cultures.—*Can. J. Bot.*, 1975, vol. 53, N 10, p. 957—963.

Eberhart S. A., Russell W. Q. Stability parameters for comparing varieties.—*Crop Sci.*, 1966, vol. 6, N 1, p. 36—40.

Erdei L., Vigh L., Dudits D. Isolation of wheat cell line with

altered membrane properties.— *Plant Physiol.*, 1982, vol. 69, N 3, p. 572—574.

Farmer I., Lee P. E. Fine structure of callus tissue derived from rhabdovirus infected wheat.— *J. Ultrastruct. Res.*, 1978, vol. 64, N 2, p. 141—147.

Galston A. W., Davies P. J. Hormonal regulation in higher plants.— *Science*, 1969, vol. 163, N 3873, p. 1288—1297.

Galston A. W., Jackson P., Kaur-Sawhney R. et al. Interaction of auxine with macromolecular constituents of pea seedlings.— In: *Regulateurs naturels de la croissance végétale*. Paris, 1964, p. 251—264.

Gamborg O. L. The effects of amino acids and ammonium on the growth of plant cells in suspension culture.— *Plant Physiol.*, 1970, vol. 45, N 4, p. 372—375.

Gamborg O. L., Eveleigh D. E. Culture methods and detection of gluconases in suspension culture of wheat and barley.— *Can. J. Biochem.*, 1968, vol. 46, N 5, p. 417—421.

Gamborg O. L., Miller R. A., Ojima K. Nutrient requirements of suspension cultures of soybean root cells.— *Exp. Cell. Res.*, 1968, vol. 50, N 1, p. 151—158.

Gamborg O. L., Murashige T., Thorpe T. A., Vasil I. K. Plant tissue culture media.— *In vitro*, 1976, vol. 12, N 7, p. 473—478.

Gandhy S. M., Sanghy A. K., Nathawat K. S., Bhatnagar M. P. Genotypic variability and correlation coefficients relating to grain and few other quantitative characters in Indian wheat.— *Ind. J. Genet. Pl. Breed.*, 1964, vol. 24, p. 1—8.

Gosch-Wackerle G., Aviv L., Galun E. Induction, culture and differentiation of callus from immature rachises, seeds and embryos of *Triticum*.— *Z. Pflanzenphysiol.*, 1979, vol. 91, N 3, p. 267—278.

Green C. E., Phillips R. L. Plant regeneration from tissue cultures of maize.— *Crop Sci.*, 1975, vol. 15, N 3, p. 417—421.

Gries G. A., Stearns F. W., Caldwell R. M. Responses of spring wheat varieties to day length at different temperatures.— *Agron. J.*, 1956, vol. 48, N 1, p. 29—32.

Halloran G. M. Genetic analysis of hexaploid wheat, *Triticum aestivum*, using intervarietal chromosome substitution lines. I: Culm length, ear density, spikelet number and fertility.— *Can. J. Genet. Cytol.*, 1974, vol. 16, N 2, p. 449.

Halloran G. M. Genetic analysis of hexaploid wheat, *Triticum aestivum*, using intervarietal chromosome substitution lines: Protein content and grain weight.— *Euphytica*, 1976, vol. 25, N 1, p. 65—71.

Halloran G. M., Boydell C. W. Wheat chromosomes with genes for photoperiodic responses.— *Can. J. Genet. Cytol.*, 1967, vol. 9, p. 394—398.

Halloran G. M., Boydell C. W. Wheat chromosomes with genes for vernalization response.— *Can. J. Genet. Cytol.*, 1976, N 9, p. 632—639.

Heinz D. J., Mee W. P. Morphologic, cytogenetic, and enzymatic variation in saccharum species hybrid clones derived from callus tissue — *Amer. J. Bot.*, 1971, vol. 58, N 3, p. 257—262.

Hendre R. R., Mascarenhas A. F., Meera P., Jagannathan V. Tissue culture of maize, wheat, rice and sorghum. II: Growth and nutrition of callus cultures.— *Ind. J. Exp. Biol.*, 1975, vol. 13, N 2, p. 108—111.

Hermesen J. I. The location of two genes for dwarfing in the wheat variety Timstein by means of substitution lines.— *Euphytica*, 1963, vol. 12, p. 126—129.

- Hurd E. F., McGinnis R. C. Note on location of genes for dwarfing in Redman wheat.— *Can. J. Plant Sci.*, 1958, vol. 38, p. 506.
- Inomata N., Okamoto M., Asami H. Chromosome constitution of callus cells from unstable telocentric chromosomes of Chinese Spring wheat.— *Cereal Res. Commun.*, 1975, vol. 3, N 1, p. 27—29.
- Inomata N., Okamoto M., Asami H. Behaviour of unstable telocentric chromosomes in cultured callus cells of Chinese Spring wheat (*Triticum aestivum* L.).— *Japan. J. Genet.*, 1976, vol. 51, N 4, p. 223—228.
- Jain R. P., Aulach H. S. Variability in wheat (*Triticum aestivum* L.).— *Ind. J. Agr. Sci.*, 1971, vol. 41, p. 297—299.
- Joshi B. C., Sawhney R. N., Singh D. F_1 monosomic of *Triticum macha*.— *Euphytica*, 1980, vol. 29, p. 609—614.
- Key J. L., Lin C. Y., Gifford E. M., Dengler R. Relation of 2,4-D—induced growth aberrations to changes in nucleic acid metabolism in soybean seedlings.— *Bot. Gaz.*, 1966, vol. 127, N 1, p. 87—94.
- Keyes G. J., Bingham E. T. Heterosis and ploidy effects on the growth of alfalfa callus.— *Crop Sci.*, 1979, vol. 19, p. 473—476.
- Keyes G. J., Deaton W. R., Collins G. B., Legg P. D. Hybrid vigour in callus tissue cultures and seedlings of *Nicotiana tabacum* L.— *J. Heredity*, 1981, vol. 72, N 3, p. 172—174.
- King P. J., Potrykys I., Thomas E. In vitro genetics of cereals: Problems and perspectives.— *Physiol. veget.*, 1978, vol. 16, N 3, p. 381—399.
- Košner J., Bareš J., Kubešтова S. Lokalisace genu pro některé znaky klasu jarní pšenice «Zlatka» monosomickou analýzou.— *Genet. slecht.*, 1974, vol. 10, N 4, p. 267—278.
- Kuspira J., Millis L. Cytogenetic analysis of tetraploid wheat using hexaploid wheat aneuploids.— *Can. J. Genet. Cytol.*, 1967, N 1, p. 79—86.
- Kuspira J., Unrau J. Genetic analysis of certain characters in common wheat using whole chromosome substitution lines.— *Can. J. Plant Sci.*, 1957, vol. 37, p. 300—326.
- Lang A. Physiology of flower initiation.— *Encyclopedia Plant Physiol.*, 1965, vol. 15, N 1, p. 1380.
- Law C. N. The location of genetic factors affecting a quantitative characters in wheat.— *Genetics*, 1966, vol. 53, p. 487—498.
- Leffler H. R., O'Brien T. Y., Glover D. V., Cherry J. H. Enhanced deoxyribonucleic acid polymerase activity of chromatin from soybean hypocotyls treated with 2,4-dichlorophenoxyacetic acid.— *Plant Physiol.*, 1971, vol. 48, N 1, p. 43—45.
- Liu M.-C., Chen W.-H. Tissue and cell culture as aids to sugarcane breeding. I: Creation of genetic variation through callus culture.— *Euphytica*, 1976, vol. 25, N 2, p. 393—403.
- Liu M.-C., Chen W.-H. Tissue and cell culture as aids to sugarcane breeding. II: Performance and yield potential of callus derived lines.— *Euphytica*, 1978, vol. 27, N 1, p. 273—282.
- Mascarenhas A. F., Meera P., Hendre R. R., Jagannathan V. Tissue cultures of maize, wheat, rice and sorghum. I: Initiation of viable callus and root cultures.— *Ind. J. Exp. Biol.*, 1975 a, vol. 13, N 2, p. 103—107.
- Mascarenhas A. F., Hendre R. R., Meera P. et al. Tissue cultures of maize, wheat, rice and sorghum. III: Growth and nutrition of root cultures of maize, wheat and sorghum in agitated liquid media.— *Ind. J. Exp. Biol.*, 1975 b, vol. 13, N 2, p. 112—115.

Mascarenhas A. F., Meera P., Hendre R. R. et al. Tissue cultures of maize, wheat, rice and sorghum. IV: Studies of organ differentiation in tissue cultures of maize, wheat and rice.—Ind. J. Exp. Biol., 1975c, vol. 13, N 2, p. 116—119.

McKinney H. H., Sando W. J. Earliness of sexual reproduction in wheat as influenced by temperature and light in response to growth phases.—J. Agric. Res., 1935, vol. 51, p. 621—641.

Milholand R. D. Callus tissue from wheat for infection studies of *Puccinia graminis* var. *tritici*.—Phytopathology, 1962, vol. 52, N 1, p. 21.

Morris R., Schmidt I. W., Matterh P. I., Johnson V. A. Chromosomal location of genes for flour quality in the wheat variety Cheyenne using substitution lines.—Crop Sci., 1966, vol. 6, p. 119—122.

Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures.—Physiol. Plant., 1962, vol. 15, N 3, p. 473—497.

Nakai Y. Isozyme variations in *Aegilops* and *Triticum*. III: Chromosomal basis of the esterase isozyme production in different organs of Chinese Spring wheat.—Bot. Mag. Tokyo, 1976, vol. 89, N 1015, p. 219—234.

Nakai Y., Shimada T. In vitro culture of wheat tissue. II: Morphological cytological and enzymatic variations induced in wheat callus by growth regulators, adenin sulfate and casein hydrolysate.—Japan. J. Genet., 1975, vol. 50, N 1, p. 19—31.

Nessler C. L., Wernsman E. A., Schnell R. J. Growth rates of tobacco genotypes in tissue cultures and their relationship to leaf yields.—Z. Pflanzenphysiol., 1982, vol. 105, N 3, p. 211—218.

Novák F. J., Ohnoutková L., Kubaláková M. Vliv rustových regulatorů na odvození kalusu u *T. aestivum* L. ev. 'Kavkaz'.—Genet. slecht., 1976, vol. 12, N 4, p. 207—215.

Novák F. J., Ohnoutková L., Kubaláková M. Cytogenetic studies of callus tissue of wheat (*Triticum aestivum* L.).—Cereal Res. Commun., 1978, vol. 6, N 2, p. 135—147.

O'Brien T. Y., Jarvi B. C., Chery Y. K., Hanson J. B. Enhancement by 2,4-dichlorophenoxyacetic acid of chromatin RNA polymerase in soybean hypocotyl tissue.—Biochim. Biophys. acta, 1968, vol. 196, N 1, p. 35—43.

Ogura H. Considerations on the involvements of genetical differences with callus formation in wheat.—Wheat Inf. Serv., 1977, N 44, p. 5—7.

Ogura H., Shimada T. Preliminary report on shoot redifferentiation from wheat callus.—Wheat Inf. Serv., 1978, N 45—46, p. 26—28.

Ogura H., Tsunewaki K. Anther culture of the cytoplasm substitution lines of *Triticum aestivum* cv. Chinese Spring.—Wheat Inf. Serv., 1974, N 39, p. 13—14.

O'Hara J. F., Street H. E. Wheat callus culture: the initiation, growth and organogenesis of callus derived from various explant sources.—Ann. Bot., 1978, vol. 42, N 181, p. 1029—1038.

Okamoto M., Asami H., Inomata N. Chromosome constitution of callus tissues from tetra-5A, -5B and -5D of Chinese Spring wheat.—Wheat Inf. Serv., 1975, N 40, p. 25.

Ozias-Akins P., Vasil I. K. Plant regeneration from cultured immature embryos and inflorescences of *Triticum aestivum* L. (wheat): Evidence for somatic embryogenesis.—Protoplasma, 1982, vol. 110, N 2, p. 95—105.

Penner D., Early R. W. Role of pH in the observed effect of plant growth regulators on DNA.—Phytochemistry, 1972, vol. 11, N 11, p. 3135—3138.

Penny L. H., Eberhart S. A. Twenty years of reciprocal recurrent selection with two synthesis varieties of maize (*Zea mays* L.).—Crop Sci., 1971, vol. 11, p. 900—905.

Picard E., De Buyser J. Technique de production d'haploïdes de blé par culture d'anthers in vitro.—Select. Franc., 1978, vol. 26, p. 25—37.

Pirasteh B., Welsh I. R. Monosomic analyses of photoperiod response in wheat.—Crop Sci., 1975, vol. 15, N 4, p. 503—505.

Rahman M. S., Halloran G. M., Wilson J. H. Genetic control of spikelet number per ear with particular reference to rate of spikelet initiation in hexaploid wheat *Triticum aestivum* L. et Thell.—Euphytica, 1978, vol. 27, N 1, p. 69—74.

Ray P. M. The destruction of indoleacetic acid. III: Relationships between peroxidase action and indoleacetic acid oxidation.—Arch. Biochem. Biophys., 1960, vol. 87, N 1, p. 19—30.

Riddl V. M., Mazelis M. Conversion of triptophan to indoleacetamide and further conversion to indoleacetic acid by plant preparations.—Plant Physiol., 1965, vol. 40, N 3, p. 481—484.

Riley R., Kimber G. The transfer of alien genetic variation to wheat.—In: Plant Breed. Inst. Ann. Rep., Cambridge, 1966, p. 6—36.

Russel W. A., Eberhart S. A. Hybrid performance of selected maize lines from reciprocal recurrent and testcross selection programs.—Crop Sci., 1975, vol. 15, p. 157—161.

Russel W. A., Eberhart S. A., Urbano A., Vega O. Recurrent selection for specific combining ability for yield in two maize populations.—Crop Sci., 1973, vol. 13, p. 257—259.

Sacek A., Kosner J. The localization of chromosomes affecting the gliadin component of the Kavkaz variety by means of monosomic analysis.—Cereal Res. Com., 1977, vol. 5, N 3, p. 215—223.

Sasaki M., Moriyasu M., Morris R., Schmidt W. Chromosomal location of genes for some quantitative characters of wheat using chromosome substitution lines.—In: Third Intern. Wheat Genet. Symp. Austral. Acad. Sci., 1968, p. 199—205.

Satterthwaite F. E. Random balance experimentation.—Technometrics, 1959, vol. 1, N 2, p. 111—137.

Sears E. R. The aneuploids of common wheat.—Missouri Univ. Agric. Exp. Sta. Res. Bull., 1954, N 572, p. 1—58.

Sears E. R. Wheat cytogenetics.—Ann. Rev. genet., 1969, vol. 3, p. 451—468.

Sears E. R., Rodenhiser H. A. Nullisomic analysis of stem-rust resistance in *Triticum vulgare* var. *Timstein*.—Genetics, 1948, vol. 33, p. 123—124.

Sears R. G., Deckard E. L. Tissue culture variability in wheat: callus induction and plant regeneration.—Crop Sci., 1982, vol. 22, N 3, p. 546—550.

Sharma D. C., Bhowal J. G. Location of genes for some quantitative characters in hexaploid wheat *T. aestivum* L.—Z. Pflanzenzucht., 1973, vol. 70, N 2, p. 157—165.

Sharma D. C., Knott D. R. The inheritance of seed weight in a wheat cross.—Can. J. Genet. Cytol., 1964, vol. 6, p. 419—425.

Sheridan W. F. Tissue culture of wheat, rye and their hybrid.—In: Proc. 4th Int. Wheat Genet. Symp. Missouri Agr. Exp. Sta. Columbia, 1973, p. 865—871.

- Sheridan W. F. Tissue culture of wheat, rye and their hybrid.—Wheat Inf. Serv., 1974, N 38, p. 8—12.
- Shimada T. Chromosome constitution of tobacco and wheat callus cells.—Japan. J. Genet., 1971, vol. 46, N 4, p. 235—241.
- Shimada T. Plant regeneration from the callus induced from wheat embryo.—Japan. J. Genet., 1978, vol. 53, N 5, p. 371—374.
- Shimada T., Inomata N., Okamoto M., Asami H. Telecentric chromosomes obtained from calluses of nulli 5B-tetra-5D of Chinese Spring wheat.—Wheat Inf. Serv., 1974, N 39, p. 11—12.
- Shimada T., Makino T. In vitro culture of wheat. III: Anther culture of the A-genome aneuploids in common wheat.—Theor. Appl. Genet., 1975, vol. 46, N 8, p. 407—410.
- Shimada T., Sasakuma T., Tsunewaki K. In vitro culture of wheat tissue. I: Callus formation, organ redifferentiation, and single cell culture.—Can. J. Genet. Cytol., 1969, vol. 11, N 2, p. 294—304.
- Singh M., Widholm T. M. Callus induction and organ redifferentiation in tissue cultures of wheat (*Triticum aestivum* L.).—Pantnagar J. Res., 1976, vol. 1, N 1, p. 33—35.
- Sinha S. K., Khanna R. Physiological, biochemical and genetic bases of heterosis.—Adv. Agron., 1975, vol. 27, p. 123—174.
- Tabata M., Motoyoshi F. Hereditary control of callus formation in maize endosperm cultured in vitro.—Japan. J. Genet., 1965, vol. 40, N 5—6, p. 343—355.
- Tryone E. J., Jones L. E., Metzger R. J. Growth of somatic wheat tissue in sterile culture.—Plant Physiol., 1962, vol. 37, suppl., p. 53.
- Tryone E. J., Jones L. E., Metzger R. J. In vitro culture of somatic wheat callus tissue.—Amer. J. Bot., 1968, vol. 55, N 5, p. 529—531.
- Tsunewaki K. The transmission of the monosomic condition in a wheat variety Chinese Spring. II: A critical analysis of nine year records.—Japan. J. Genetics, 1964, vol. 38, p. 270—281.
- Udvardy J., Sivok B., Nemet G. Effect of naphthylacetic acid, 2, 4, 5-trichlorophenoxyacetic acid, and 3, 6-dichloro-o-anisic acid on nucleolytic enzymes in callus cultures from wheat root.—Z. Pflanzenphysiol., 1976, vol. 78, N 1, p. 33—40.
- Unrau J. The use monosomes and nullisomes in cytogenetics studies of common wheat.—Sci. Agr., 1950, vol. 30, p. 66—89.
- Viegas W. Modulation of rRNA gene content by chromosome 5D in wheat.—Genetics, 1980, vol. 51, N 3, p. 233—239.
- Vuillaume E., Deshayes A. Initiation de cals in vitro à partir de fragments de mesocotyle et de coleoptile chez le maïs.—Ann. Amélior. Plantes, 1977, vol. 27, N 6, p. 657—673.
- Warick R. P., Fuchs W. H. Tissue culture of wheat root callus in vitro.—Naturwiss., 1968, vol. 55, N 10, p. 448—449.
- Welsh J. R., Watson C. A., Green C. W. Chromosome control of flour properties in three substitution sets of common wheat (*T. aestivum* L.).—Crop Sci., 1968, vol. 8, p. 81—82.
- Wenketeswaran I., Mahlberg P. G. Proliferation of albino and pigmented genetical strains of *Nicotiana* in tissue culture.—Physiol. Plant., 1962, vol. 15, N 4, p. 639—648.
- Yasuda T., Yamada Y. Changes in the basicity of histone fractions during callus induction.—Biochem. Biophys. Res. Commun., 1971, vol. 43, N 3, p. 488—493.
- Yurkova G. N., Levenko B. A., Novozhilov O. V. Plant regeneration in wheat tissue culture.—Biochem. Physiol. Pflanzen., 1982, vol. 177, N 415, p. 337—344.

ЛИТЕРАТУРА, ВЫШЕДШАЯ В ПЕРИОД ПОДГОТОВКИ МОНОГРАФИИ К ИЗДАНИЮ

Бабенко В. И., Махновская М. Л., Пушкаренко А. Я. Морфофизиологические особенности формирования урожая озимой пшеницы в условиях юга Украины.— С.-х. биология, 1984, № 2, с. 43—48.

Бебякин В. М., Душаева Н. А. Генетический анализ компонентного состава глина яровой пшеницы.— Биол. науки, 1983, № 5, с. 95—100.

Иванцов А. И., Ахметов Р. Р., Шамсиахметова Ф. Ш. Взаимовлияние каллусных тканей чистых линий и гибридов кукурузы при совместном выращивании.— Физиол. раст., 1983, т. 30, № 4, с. 794—796.

Кершанская О. И., Беденко В. П., Уразалиев Р. А. О некоторых морфофизиологических показателях продукционного процесса у гетерозисных гибридов пшеницы.— С.-х. биология, 1983, № 9, с. 9—13.

Косулина Л. Г., Лапикова В. П. Особенности роста и ауксинового обмена культур ткани пшеницы разных сортов.— С.-х. биология, 1984, № 3, с. 21—25.

Куперман Ф. М., Чельцова Л. П. Об использовании физиологических и гистохимических показателей для характеристики изменений конусов нарастания злаков на ранних этапах органогенеза.— С.-х. биология, 1983, № 11, с. 46—50.

Метлякова А. Д., Винтер А. К. Формирование колоса и его озерненности после заморозков на разных этапах онтогенеза яровой пшеницы.— С.-х. биология, 1983, № 4, с. 32—36.

Папаян Н. Д. Изменчивость популяции сорта и потомства регенерантов пшеницы по способности к регенерации *in vitro*.— В кн.: Культура клеток растений и биотехнология. Тез. докл. IV Всесоюз. конф. (3—6 окт. 1983 г.). Кишинев, 1983, с. 80.

Суханов В. М., Тырнов В. С. Генотипическая обусловленность и модификационная изменчивость частоты андроклинии у пшеницы.— В кн.: Культура клеток растений и биотехнология: Тез. докл. IV Всесоюз. конф. (3—6 окт. 1983 г.). Кишинев, 1983, с. 158.

Тарутина Л. А., Божко И. И., Хотылева Л. В., Пасканная С. И. Комбинационная способность яровых форм тритикале по признаку число колосков в колосе на разных этапах органогенеза.— Докл. АН БССР, 1983, т. 27, № 11, с. 1035—1038.

Юркова Г. Н., Прилюк Л. В., Левенко Б. А. К вопросу регенерации растений в каллусной ткани пшеницы.— В кн.: Культура клеток растений и биотехнология: Тез. докл. IV Всесоюз. конф. (3—6 окт. 1983 г.). Кишинев, 1983, с. 80—81.

Ainsworth C. C., Gale M. D., Baird S. The genetics of β -amilase isozymes in wheat. I: Allelic variation among hexaploid varieties and intrachromosomal gene locations.— Theor. Appl. Genet., 1983, vol. 66, N 1, p. 39—49.

Armstrong K. C., Nakamura C., Keller W. A. Karyotype instability in tissue culture regenerants of Triticale ($\times$ Triticosecale Wittmack) cv. «Welsh» from 6-month-old callus cultures.— Z. Pflanzenzücht., 1983, vol. 91, N 3, p. 233—245.

Becker H. C., Odenbach W. Inheritance of differences in gliadin composition and in sedimentation value between two wheat cultivars.— Z. Pflanzenzücht., 1984, vol. 92, N 2, p. 168—172.

Bergounioux-Bunisset C., Perennes C. Cell proliferation in vitro of inbred and hybrid *Petunia hybrida* incidence of differentiation.—Z. Pflanzenzücht., 1983, vol. 90, N 3, p. 185—191.

Cross D. L. du, Joppa L. R., Wrigley C. W. Two-dimensional analysis of gliadin proteins associated with quality in durum wheat: chromosomal location of genes for their synthesis.—Theor. Appl. Genet., 1983, vol. 66, N 3/4, p. 297—302.

Galili G., Feldman M. Genetic control of endosperm proteins in wheat. II: Variation in high molecular weight glutenin and gliadin subunits of *Triticum aestivum*.—Theor. Appl. Genet., 1983, vol. 66, N 1, p. 77—86.

Gupta S. D., Ghosh P. D. Plant regeneration through somatic embryogenesis from cultured mesocotyl tissues of *Triticum aestivum*.—In: Abstracts of contributed papers: XV, Int. Congr. of Genetics (December 12—21, 1983). New Delhi, 1983, P. 1, p. 404.

Jackson E. A., Holt L. M., Payne P. I. Characterization on high molecular weight gliadin and low-molecular weight glutenin subunits of wheat endosperm by two-dimensional electrophoresis and the chromosomal localization of their controlling genes.—Theor. Appl. Genet., 1983, vol. 66, N 1, p. 29—38.

Karp A., Maddock S. E. Chromosome variation in wheat plants regenerated from cultured immature embryos.—Theor. Appl. Genet., 1984, vol. 67, N 2/3, p. 249—256.

Khuspe S. S., Agrawal D. C., Mascarenhas A. F. Plant tissue culture in wheat crop improvement.—In: Abstracts of contributed papers: XV Int. Congr. of Genetics (December 12—21, 1983). New Delhi, 1983, P. 1, p. 408.

Kumar A. S., Reddy T. P., Reddy G. M. Diallel analysis for callus growth and seedling vigour in pigeonpea (*Cajanus cajan* L.).—In: Abstracts of contributed papers: XV Int. Congr. of Genetics (December 12—21, 1983). New Delhi, 1983, P. 1, p. 409.

Neštický M., Novák F. J., Piovarči A., Doleželová M. Genetic analysis of callus growth of maize (*Zea mays* L.) in vitro.—Z. Pflanzenzücht., 1983, vol. 91, N 4, p. 322—328.

Payne P. I., Jackson E. A., Holl L. M., Law C. N. Genetic linkage between endosperm storage protein genes on each of the short arms of chromosomes 1A and 1B in wheat.—Theor. Appl. Genet., 1984, vol. 67, N 2/3, p. 235—244.

Scarth R., Law C. N. The control of the day-length response in wheat by the group 2 chromosomes.—Z. Pflanzenzücht., 1984, vol. 92, N 2, p. 140—150.

Stinissen H. M., Peumans W. J., Law C. N., Payne P. I. Control of lectins in *Triticum aestivum* and *Aegilops umbellulata* by homoelogenous group 1 chromosomes.—Theor. Appl. Genet., 1983, vol. 67, N 1, p. 53—58.

Ward R. W., Heyne E. G., Paulsen G. M. Responses of alloplasmic (cytoplasm-*Triticum timopheevii*) and euplasmic wheat (*Triticum aestivum*) to photoperiod and vernalization.—Theor. Appl. Genet., 1983, vol. 66, N 1, p. 61—66.



СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
 Глава 1	
Генетический контроль органогенеза растений яровой пшеницы (<i>T. aestivum</i> L.)	5
Детерминация темпов развития яровой пшеницы	10
Фотопериодическая чувствительность у яровой пшеницы Чайниз Спринг	20
Некоторые показатели роста дителоцентрических линий яровой пшеницы Чайниз Спринг	25
Роль отдельных хромосом в формировании элементов продуктивности у пшеницы	36
 Глава 2	
Генетический контроль физиолого-биохимических процессов у яровой пшеницы	45
Интенсивность дыхания в онтогенезе у яровой пшеницы	47
Активность пероксидазы в ходе развития растений пшеницы Чайниз Спринг	49
Генетическая детерминация устойчивости растений пшеницы к воздействию 2,4-Д	53
Влияние отдельных хромосом на компонентный состав различных белков растений пшеницы	56
Изменение содержания РНК и ДНК, а также активности ферментов у растений пшеницы	71
 Глава 3	
Культура изолированных тканей как модельная система для изучения генетического контроля морфофизиологических процессов у пшеницы	79
Литература	133

ЛЮБОВЬ ВЛАДИМИРОВНА ХОТЫЛЕВА
ТАМАРА АЛЕКСЕЕВНА ШЕВЕЛУХА
ВЕРА ПАВЛОВНА ДЕЕВА
АЛЕКСАНДР ПЕТРОВИЧ ЕРМИШИН

**ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ
МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ
И ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИХ
ПРОЦЕССОВ У ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ**

Заведующий редакцией *Д. Ф. Санько*
Редактор *Т. Г. Дмитренко*
Художник *А. Н. Петров*
Художественный редактор *В. А. Жаховец*
Технический редактор *Л. А. Корнеева*
Корректор *А. А. Баранова*

ИБ № 1882.

Печатается по постановлению РИСО АН БССР.
Сдано в набор 22.03.84. Подписано в печать
02.07.84. АТ 05145. Формат 84×108¹/₃₂. Бум. тип.
№ 2. Гарнитура литературная. Высокая печать.
Усл. печ. л. 7,98. Усл. кр.-отт. 8,29. Уч.-изд. л.
8,22. Тираж 1000 экз. Зак. № 380. Цена 1 р.

Издательство «Наука и техника» Академии наук
БССР и Государственного комитета БССР по де-
лам издательств, полиграфии и книжной торгов-
ли. 220600. Минск, Ленинский проспект, 68. Типо-
графия им. Франциска (Георгия) Скорины изда-
тельства «Наука и техника», 220600. Минск, Ле-
нинский проспект, 68.

Уважаемый товарищ!

В издательстве

«НАУКА И ТЕХНИКА»

в 1985 г. выходит книга

Л. Н. Каминской **«Рекуррентная селекция»**. На русском языке. 10 л. Ориентировочная цена 1 р. 10 к.

Обобщены результаты исследований по использованию одного из наиболее эффективных методов селекции сельскохозяйственных растений — рекуррентного отбора. Представлены данные его эффективности в улучшении зерновой культуры тритикале, рассмотрены принципиально новые подходы к селекции самоопыляющихся культур. Обсуждается теоретическая основа метода рекуррентного отбора, нашедшего широкое применение в практической селекции при создании высокоурожайных гибридов и сортов. Показана перспектива использования его в селекции многих культур.

Предназначена для научных работников в области генетики, селекционеров, студентов-биологов.

Заказы направляйте по адресу:

220668, Минск, площадь Свободы, 19.

Магазин «Книга—почтой».

Уважаемый товарищ!

В издательстве

«НАУКА И ТЕХНИКА»

в 1985 г. выходит книга

В. К. Савченко, А. И. Добина, И. Б. Моссэ и др. **«Отбор и мутационный процесс в популяциях»**. На русском языке. 12 л. Ориентировочная цена 1 р. 60 к.

Изучение генетических основ эволюции живых организмов — важнейшая проблема современной биологии. В книге анализируются главные факторы эволюции — отбор и мутационный процесс. Отличительной особенностью работы является новый подход к оценке генетической структуры популяций. Излагается концепция ассоциативного отбора и результаты ее экспериментальной проверки. Приводятся данные генетического мониторинга популяций на протяжении 50 поколений. Обсуждается влияние антимутагенов на возникновение генетических повреждений. Книга будет содействовать внедрению нового способа отбора в селекции сортов растений и пород животных, а также внесет вклад в решение проблемы предотвращения нежелательных последствий загрязнения окружающей среды.

Предназначена для генетиков, селекционеров, эволюционистов, экологов и специалистов по охране природы.

Заказы направляйте по адресу:

220668, Минск, площадь Свободы, 19.

Магазин «Книга—почтой».

