

Терновская Т.К., Эхин В.Г.

M. Feldman

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Heritability of chromosome of the
D genome in progenies of wheat
pentaploids

ГЕНЕТИКА

(ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК)

МОСКВА · 1979

НАСЛЕДОВАНИЕ ХРОМОСОМ ГЕНОМА D В ПОТОМСТВЕ ПЕНТАПЛОИДОВ ПШЕНИЦЫ СООБЩЕНИЕ II. АНАЛИЗ ПЛОТНОСТИ ЭНДОСПЕРМА СЕМЯН С РАЗНЫМИ ЧИСЛАМИ ХРОМОСОМ

Т. К. ТЕРНОВСКАЯ, Е. Г. ЖИРОВ

*Краснодарский научно-исследовательский институт сельского хозяйства
имени П. П. Лукьяненко*

Результаты изучения семенного потомства от самоопыления пентаплоидных гибридов пшеницы по признакам «вес семян» и «плотность эндосперма» свидетельствуют о влиянии числа хромосом на эти признаки и о возможности их использования для создания семенных фракций, обогащенных зернами с определенными хромосомными наборами.

Установлена функциональная зависимость между числом D-хромосом в семенах и плотностью эндосперма.

В потомстве от самоопыления пентаплоидных гибридов пшеницы (AABVD, $2n=35$) 28-хромосомные растения появляются с частотой 0–33%, 42-хромосомные — 0–16,6% в зависимости от участвующих в скрещивании родителей, направления скрещивания и фертильности пентаплоидов [1–7]. Выделение форм с нужными числами хромосом затрудняется необходимостью подсчета хромосомных чисел в большом числе семян. Эту трудность можно преодолеть, установив такие признаки зерновки, которые можно использовать для создания фракций, обогащенных семенами с желательными числами хромосом.

В работе Томпсона [8] указывается, что разделением семян пентаплоидов на щуплые и выполненные можно создать группы с повышенным содержанием анеуплоидов среди щуплых зерен. Матсумура [6] отмечал, что из щуплых семян развиваются слабые растения и число хромосом у них оказывается промежуточным. Дженкинс и Томпсон [5] высказывали предположение, что морщинистость семян пентаплоидных гибридов может быть следствием хромосомного дисбаланса, имеющего место в зиготах с анеуплоидными хромосомными числами. Моррис с соавторами [9] считают, что в потомстве моносомных растений среди щуплых семян моносомники и нуллисомники встречаются чаще, чем среди выполненных. Отбор слаборазвитых семян с низкой плотностью эндосперма успешно использовали для создания семенных фракций, обогащенных гаплоидами, Аалдерс [10] на огурцах и Франдзен [11] на картофеле. Чейз [12], Тьрнов и Завалишина [13] в качестве признака, пригодного для диагностики гаплоидов, указывают на вес семян. Так как гаплоиды чаще всего встречаются среди наиболее тяжелых зерновок, оказалось возможным путем калибровки семян создавать фракции, обогащенные гаплоидами.

Наши наблюдения за прорастанием семян пентаплоидных гибридов показали, что в первую очередь прорастают семена с хорошо развитым эндоспермом, в то время как щуплые сильно от них отстают. Подсчет чисел хромосом в обеих группах выявил повышенную частоту анеуплоид-

дов среди семян со слабо развитым эндоспермом. Исходя из наблюдений и данных литературы, мы предположили, что вес семян и плотность эндосперма являются признаками, зависящими от числа хромосом, изучали вопрос о возможности их использования для разделения зерновок на группы, обогащенные семенами с определенными хромосомными числами, а также предприняли попытку установить функциональную зависимость между числом хромосом генома D (D-хромосом) в семенах и плотностью их эндосперма.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучали семена самоопыленных пентаплоидов, полученных от третьего (CB₃I) и пятого (CB₅I) беккроссов гибрида (Саратовская 29 × *Mutiko italicum* 50 h132) к Саратовской 29. Все растения выращены в сосудах с почвенной смесью в камере искусственного климата в июле — сентябре 1976 г. (CB₃I) и январе — марте 1977 г. (CB₅I).

Зерновки оценивали по степени их выполненности визуально, по плотности эндосперма и по весу. По степени выполненности семена разделили на два класса: выполненные и щуплые. Перед проращиванием каждую зерновку взвешивали с точностью до 1 мг и определяли плотность ее эндосперма, используя следующий набор растворов глицерина в воде:

Концентрация глицерина, %	Плотность раствора, г/см ³	Концентрация глицерина, %	Плотность раствора, г/см ³
100,0	1,260	45,6	1,113
92,0	1,248	35,1	1,086
83,5	1,222	23,9	1,060
74,5	1,194	12,2	1,022
65,4	1,167	0	1,000
55,8	1,140		

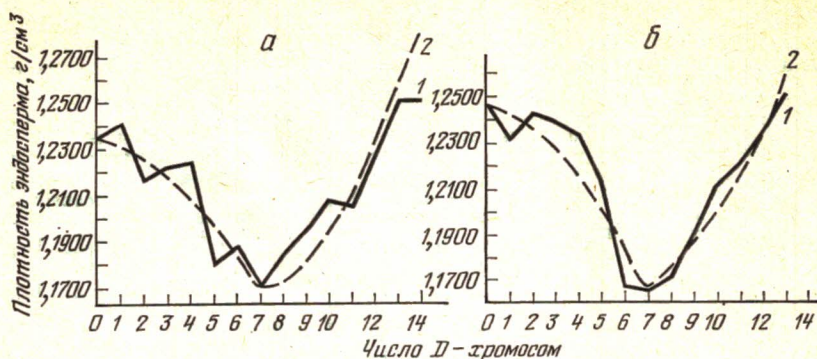
При погружении зерна в растворы (порядок прохождения — от большей плотности к меньшей, перед перенесением зерновки из одного раствора в другой ее промывали водой и высушивали фильтровальной бумагой) находили тот, в котором зерно не тонет и не всплывает, т. е. плотность которого соответствует плотности зерна. Зерно относили к соответствующему классу плотности. Семена, всплывающие в растворе с плотностью 1,000 г/см³, относили к условному классу плотности менее 1,000 г/см³. Семена с плотностью от 1,260 до 1,222 г/см³ считали выполненными, от 1,194 до менее 1,000 г/см³ — щуплыми.

У каждой зерновки, получившей характеристики по весу и плотности, определяли число хромосом подсчетом их в митозах корешков по методике, общепринятой для пшеницы [14].

Для выяснения вопроса о влиянии числа хромосом на вес и плотность семян использовали однофакторный дисперсионный анализ. Распределения чисел хромосом среди выполненных и щуплых семян, классифицированных при глазомерной оценке и по плотности эндосперма, сравнивали по методу χ^2 Пирсона.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

При самоопылении пентаплоидных гибридов (AABBD, $2n=35$) числа хромосом в потомстве изменяются от 28 до 42. Эти различия полностью определяются количеством унивалентов генома D, привнесенных материнскими и отцовскими гаметами, так что семена отличаются друг от друга только числом D-хромосом, колеблющимся от 0 до 14. В табл. 1 представлены средние величины веса и плотности эндосперма зерен с разными числами хромосом. Из данных табл. 1 и рисунка видно, что вес семян



Плотности эндосперма семян с разными числами хромосом
а — CB_3I ; б — CB_5I ; 1 — эмпирическая кривая; 2 — теоретическая кривая,
построенная на основании модели

Таблица 1

Средние значения по весу и плотности семян от самоопыления пентаплоидных гибридов

Число хромосом	Вес, г		Плотность, г/см³		Число хромосом	Вес, г		Плотность, г/см³	
	CB_3I	CB_5I	CB_3I	CB_5I		CB_3I	CB_5I	CB_3I	CB_5I
28	0,0263	0,0268	1,2348	1,2161	36	0,0334	0,0324	1,1818	1,1708
29	0,0259	0,0269	1,2400	1,2301	37	0,0317	0,0344	1,1920	1,1830
30	0,0258	0,0268	1,2159	1,2418	38	0,0351	0,0362	1,2059	1,2105
31	0,0279	0,0283	1,2219	1,2385	39	0,0330	0,0348	1,2030	1,2190
32	0,0308	0,0303	1,2234	1,2326	40	0,0365	0,0382	1,2255	1,2338
33	0,0292	0,0294	1,1789	1,2120	41	0,0340	0,0394	1,2480	1,2506
34	0,0272	0,0317	1,1858	1,1669	42	0,0375	—	1,2480	—
35	0,0288	0,0333	1,1689	1,1644					

с увеличением числа хромосом возрастает, в то время как кривая плотности имеет минимум в точке, соответствующей числу хромосом генома D, равному 7. Результаты дисперсионного анализа свидетельствуют о достоверном влиянии числа хромосом на вес и плотность семян: фактические значения критерия F составляют (для семян CB_3I и CB_5I соответственно) по весу 2,59 и 4,38 и по плотности 2,21 и 4,18 при стандартных значениях $F_{05}=1,72$ и $F_{01}=2,12$.

Характеристику семян по степени выполненности эндосперма проводили двумя способами: при глазомерном разделении семян на выполненные и щуплые и разделении их на те же классы с учетом плотности эндосперма. Сравнение распределений чисел хромосом среди выполненных и щуплых семян по χ^2 показало отсутствие различий между указанными распределениями, когда семена классифицировали глазомерно, и наличие достоверных различий, если зерно было отнесено к классу выполненных или щуплых в соответствии с показателем плотности (табл. 2). Поскольку количественным выражением степени выполненности эндосперма является именно его плотность, а результаты дисперсионного анализа показали достоверное влияние числа хромосом на плотность эндосперма, следует считать, что глазомерная оценка семян по степени их выполненности не является достаточной для создания фракций семян, отличающихся повышенной частотой определенных хромосомных наборов.

По мере накопления D-хромосом в семенах прирост плотности эндосперма сначала отрицателен, пока число присутствующих D-хромосом

Таблица 2

Сравнение распределений чисел хромосом среди выполненных и щуплых семян от самоопыления пентаплоидных гибридов

Число хромосом	Число семян СВ ₂ I				Число семян СВ ₂ I			
	выполнен-ных	щуп-лых	с плотностью эндосперма, г/см ³		выполнен-ных	щуп-лых	с плотностью эндосперма, г/см ³	
			1,260— 1,222	1,194— 1,000			1,260— 1,222	1,196— 1,000
28	15	2	16	1	10	5	11	4
29	9	1	9	1	8	5	10	3
30	20	5	21	4	11	6	16	1
31	26	9	33	2	10	4	13	1
32	20	5	19	6	13	9	17	5
33	25	14	32	7	16	12	22	6
34	24	12	25	11	22	13	28	7
35	26	23	27	22	48	27	40	35
36	19	12	26	5	40	19	32	27
37	20	24	35	8	68	28	63	33
38	31	12	38	5	50	19	51	18
39	29	8	33	4	54	20	59	15
40	11	4	14	1	28	4	29	3
41	3	0	3	0	14	1	15	0
42	2	0	2	0	—	—	—	—
Всего	286	124	337	73	393	172	407	158
χ^2	20,61		39,78		18,48		48,78	

Примечание. Стандартные значения: $\chi^2=22,36$; $\chi^2=27,69$ для числа степеней свободы 13; $\chi^2=23,68$; $\chi^2=29,14$ для числа степеней свободы 14.

меньше или равно половине из всех возможных (от 0 до 7), а затем положительнее, когда число D-хромосом возрастает от 7 до 14. Имеет место ситуация, подобная той, что была рассмотрена нами в первой части сообщения при анализе жизнеспособности женских гамет пентаплоидных гибридов. Установлено, что жизнеспособность женских гамет уменьшается в интервале изменения чисел хромосом генома D от 0 до 4 и увеличивается по мере дальнейшего их накопления от 4 до 7. Предположив, что степень жизнеспособности гамет пентаплоидов зависит от числа «приобретенных» и «потерянных» хромосом (гамета с одной D-хромосомой рассматривается как имеющая одну «приобретенную» и шесть «потерянных»), мы предложили функцию $y = y_0 e^{\frac{\alpha+\beta}{2} x^2 - \beta x_{\max} x}$ для описания этой зависимости, где y_0 — жизнеспособность гамет без D-хромосом, x — число «приобретенных» D-хромосом, $x_{\max}=7$, α и β — коэффициенты, показывающие скорость прироста и падения жизнеспособности гамет с «приобретением» и «потерей» D-хромосом соответственно. Поскольку зависимость плотности эндосперма от числа D-хромосом в семенах носит такой же характер, мы считаем возможным использовать для ее описания приведенную выше функцию, где y_0 — плотность эндосперма семян с 28 хромосомами — определяется из табл. 1, x — число «приобретенных» D-хромосом, $x_{\max}=14$, коэффициент α показывает скорость прироста плотности эндосперма с прибавлением D-хромосом, β — скорость падения плотности с потерей D-хромосом. В данном случае число D-хромосом колеблется не от 0 до 7, как в семенах бекроссного потомства, а от 0 до 14, так как в семена, полученные от самоопыления, D-хромосомы могут быть привнесены как женскими, так и мужскими гаметами. Результаты многих авторов, работавших с гибридами, полученными от возвратных скрещиваний пентаплоидов F₁ с каж-

дым из родителей, показывают, что среди женских гамет жизнеспособными оказываются гаметы с любыми хромосомными числами, в то время как среди мужских функционируют только эуплоидные и приближающиеся к ним [3,15—17]. По данным Кихары [2,18], подтвержденным результатами других авторов [5, 6], у растений с числами хромосом от 28 до 35, как правило, число бивалентов не превышает 14, а конфигурация хромосом в мейозе у растений с числами хромосом свыше 35 может быть выражена формулой $(14_{II} + x_{II}) + (7_I - x_I)$. Исходя из сказанного, мы предполо-

Таблица 3

Значения величин α и β

Материал	α_1	α_2	β_1	β_2
CB ₃ I	-0,00176	0,00175	0,00017	0,00136
CB ₅ I	-0,00214	0,00162	0,00019	0,00132

Таблица 4

Фактические и теоретические значения плотности эндосперма семян с разными числами D-хромосом

Число D-хромосом	Значение плотности эндосперма семян, г/см ³			
	CB ₃ I		CB ₅ I	
	фактическое	теоретическое	фактическое	теоретическое
0	1,2348	1,2348	1,2461	1,2461
1	1,2400	1,2311	1,2301	1,2411
2	1,2159	1,2250	1,2418	1,2350
3	1,2219	1,2178	1,2385	1,2253
4	1,2234	1,2070	1,2326	1,2133
5	1,1789	1,1965	1,2120	1,1993
6	1,1858	1,1828	1,1669	1,1845
7	1,1689	1,1692	1,1644	1,1657
8	1,1818	1,1715	1,1708	1,1811
9	1,1920	1,1794	1,1880	1,1870
10	1,2059	1,1919	1,2105	1,1993
11	1,2030	1,2082	1,2190	1,2145
12	1,2255	1,2287	1,2338	1,2338
13	1,2480	1,2533	1,2506	1,2586
14	1,2480	1,2768	—	—

жили, что все семена с числами хромосом от 28 до 35 возникают от слияния 14-хромосомных мужских гамет и 14—21-хромосомных женских, а семена с числами хромосом от 36 до 42 — от слияния 21-хромосомных мужских гамет с 14—21-хромосомными женскими. Но если в интервале прироста D-хромосом от 0 до 7 каждая «приобретенная» хромосома дает начало новой паре гомологов, а при возрастании числа D-хромосом от 8 до 14 любая из них лишь составляет пару с уже имеющимся гомологом, результат «приобретения» или «потери» D-хромосомы, т. е. коэффициенты α и β , будет различным для интервалов 0—7 и 8—14. Поэтому, решив две системы из семи линейных уравнений:

$$0,5\alpha_1 - 13,5\beta_1 = \ln y_1 - \ln y_0 \quad 32\alpha_2 - 80\beta_2 = \ln y_8 - \ln y_0$$

$$2\alpha_1 - 26\beta_1 = \ln y_2 - \ln y_0 \quad 40,5\alpha_2 - 85,5\beta_2 = \ln y_9 - \ln y_0$$

$$24,5\alpha_1 - 73,5\beta_1 = \ln y_7 - \ln y_0 \quad (1) \quad 98\alpha_2 - 98\beta_2 = \ln y_{14} - \ln y_0 \quad (2)$$

мы получили α_1 и β_1 и α_2 и β_2 , используя способ наименьших квадратов (табл. 3). Подставляя в формулу (1) соответствующие значения x , α и β , рассчитали теоретические значения плотности эндосперма семян с разными числами D-хромосом. Сравнение эмпирического и теоретического рядов плотностей (табл. 4) по критерию Уилкоксона значимых различий не обнаружило. Это свидетельствует о том, что рассматриваемая зависимость плотности эндосперма от числа D-хромосом действительно имеет место и может быть описана предложенной нами функцией.

ОБСУЖДЕНИЕ

Влияние чисел хромосом на вес семян и плотность эндосперма можно объяснить последствиями хромосомного и генного дисбаланса, имеющего место в семенах с промежуточными числами хромосом [19, 20]. Степень нарушения формирования эндосперма зависит от числа имеющихся D-хромосом. Семена 28- и 42-хромосомные имеют почти одинаковую плотность эндосперма, но очень разный вес: первые — минимальный, вторые — максимальный. Представляется возможным объяснить этот факт геномным дисбалансом, в условиях которого формируются 28-хромосомные семена. Будучи полученными от пентаплоидов третьего и пятого беккроссов к Саратовской 29, они обладают генотипом, в значительной степени идентичным мягкой пшенице, и отсутствие генома D отрицательно сказывается на их развитии, что выражается в формировании мелких семян. Несмотря на то что речь идет об эндосперме, мы постоянно оперируем диплоидными, а не триплоидными наборами хромосом, так как поправка на двойной вклад материнского организма в эндосперм имеет место в каждом классе семян.

Установленная связь между числом хромосом, весом и плотностью семян позволяет использовать эти признаки в целях разделения семян на группы, обогащенные зернами с нужными хромосомными числами. Для выделения анеуплоидов следует отбирать семена с наименьшей плотностью эндосперма и только у них определять числа хромосом. Если требуется выделить определенные эуплоиды, помимо плотности необходимо учитывать вес: 42-хромосомные семена будут чаще встречаться среди наиболее крупных зерновок с плотным эндоспермом, а мелкие и нетяжелые семена, но тоже с плотным эндоспермом будут содержать повышенную долю 28-хромосомных.

Поступила в редакцию 13 марта 1978 г.

Литература

1. K. Sax. The relation between chromosome number, morphological characters and rust resistance in segregates of partially sterile wheat hybrids. *Genetics*, v. 8, 301, 1923.
2. H. Kihara. Cytologische und genetische Studien bei wichtigen Getreidenarten mit besondere Rücksicht auf das Verhalten der Chromosomen und die Sterilität in den Bastarden. *Mem. Coll. Sci. Univ. Kyoto*, v. 1, 1, 1924.
3. A. E. Watkins. Genetic and cytogenetical studies in wheat. I. *J. Genetics*, v. 14, 129, 1924.
4. W. P. Thompson, L. Hollingshead. Preponderance of durum-like characters and chromosome numbers in hybrids between *T. dicoccum* and *T. vulgare*. *J. Genetics*, v. 17, 283, 1927.
5. J. A. Jenkins, W. P. Thompson. Chromosome conditions in the second and third generations in pentaploid wheat hybrids. *Canad. J. Research*, v. 2, 162, 1930.
6. S. Matsumura. Weitere Untersuchungen über die pentaploiden Triticum-Bastarde, VII. *Japan J. Bot.*, v. 8, 205, 1936.
7. J. Makino. Studies on genetic mechanism controlling univalent transmission in wheat. *Cytologia*, v. 39, 815, 1974.

8. W. P. Thompson. Causes of difference in success of reciprocal interspecific crosses. *Amer. Naturalist*, v. 64, 407, 1930.
9. R. Morris, J. W. Schmidt, V. A. Johnson. Advantages of seed selection in wheat aneuploid studied. *Euphytica*, v. 19, 194, 1970.
10. L. E. Aalders. Monoploidy in cucumbers. *J. Heredity*, v. 49, 44, 1958.
11. N. O. Frandsen. Haploidproduction aus einem Kartoffelzuchtmaterial mit intensiver Wildarteinkreuzung. *Züchter*, Bd 37, 120, 1967.
12. S. S. Chase. Monoploids and monoploid derivatives of maize (*Zea mays* L.). *Botan. Rev.*, v. 35, 117, 1969.
13. В. С. Тырнов, А. Н. Завалишина. Встречаемость гаплоидов среди зерновок, различающихся по величине. *Докл. ВАСХНИЛ*, № 6, 15, 1972.
14. J. Waninge. A modified method of counting chromosomes in root tip cells of wheat. *Euphytica*, v. 14, 249, 1965.
15. H. Kihara. Weitere Untersuchungen über die pentaploiden *Triticum Bastarde*. *Japan J. Bot.*, v. 2, 299, 1925.
16. W. P. Thompson, D. R. Cameron. Chromosome numbers in functioning germ cells of species hybrids in wheat. *Genetics*, v. 13, 456, 1928.
17. I. Nishiyama. On hybrids between *Triticum spelta* and two dwarf wheat plants with forty somatic chromosomes. *Bot. Mag.*, v. 42, 136, 1928.
18. H. Kihara. Weitere Untersuchungen über die pentaploiden *Triticum-Bastarde*. II. *Japan J. Bot.*, v. 6, 35, 1932.
19. S. Wakakuwa. Embriological studies on the different seed development in reciprocal interspecific crosses of wheat. *Japan J. Bot.*, v. 7, 151, 1934.
20. G. L. Stebbins. Hybrid inviability, weakness and sterility. *Advances Genetics*, v. 9, 147, 1958.

HERITABILITY OF CHROMOSOME OF THE D GENOME IN PROGENIES OF WHEAT PENTAPLOIDS

II. ANALYSIS OF ENDOSPERM DENSITY OF THE SEEDS VARYING IN CHROMOSOME NUMBER

T. K. TERNOVSKAYA, E. G. ZHIROV

P. P. Luk'yanenko Research Institute of Agriculture, Krasnodar

Summary

The endosperm weight and density of seeds of self-pollinated wheat pentaploids after the third and fifth backcrosses of the hybrid (Saratovskaya 29 × *Mutiko italicum* 59h 132) × Saratovskaya 29 were studied. Chromosome numbers were determined in each seed of the evaluated endosperm weight and density. Chromosome numbers of the selfed pentaploid progeny (AABBD, $2n=35$) varied from 28 to 42 as a result of changing chromosome numbers in the genome D (D-chromosomes) from 0 to 14. Analysis of variance for seed weight and endosperm density depending on the chromosome number showed the significant effect of the factor on both characters. The seed weight increases with the increase in the D-chromosome number and the endosperm density with the increase of the D-chromosome number from 0 to 7 and increases with their further accumulation up to 14. Supposing that the endosperm density depends on the number of the «acquired» and «lost» chromosomes (the zygote with 29 chromosomes has one «acquired» chromosome and 13 «lost» ones), the following function was proposed:

$y = y_0 e^{\frac{\alpha + \beta}{2} x^2 - \beta x_{\max} x}$ where y_0 is the endosperm density of the seed without D-chromosomes, x — the number of «acquired» D-chromosomes, $x_{\max}=14$, α and β are coefficients showing the rate of increase and decrease in the density accompanied by «acquisition» and «loss» of D-chromosomes respectively.

Comparison of the theoretical density series evaluated by the model proposed with the empiric one according to Wilcoxon did not display significant differences. Evaluation of seeds of pentaploids for endosperm weight and density may be used to identify some groups rich in seeds of certain chromosome numbers.

