

## РЕАКЦІЯ НАСІННЯ ВИДІВ ТА ФОРМ ПІДРОДУ *VOEOTICUM* НА СТРЕСОВІ ЧИННИКИ

Твердохліб О.В.<sup>1</sup>, Лінник Ю.О.<sup>2</sup>

*Національний центр генетичних ресурсів рослин України<sup>1</sup>*

*Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України<sup>2</sup>*

Встановлено зв'язок між витривалістю до дії стресових чинників – прискороного старіння та проморожування до температури -20 °С з одного боку та геномним складом і плоідністю видів та форм підроду *Voeoticum* з другого. Прискорене старіння у більшості зразків знижує енергію проростання та схожість, а проморожування - підвищує. Додавання геномів егілопсів *D* та *U* до базового геному *T. timopheevii* більш суттєво підвищує витривалість насіння до стресових чинників, ніж додавання субгеному *A*.

**Ключові слова:** пшениця, насіння, вид, субгеном, стресові чинники, прискорене старіння, проморожування, енергія проростання, схожість.

**The response of seeds of species and forms of subgenus *Voeoticum* to stressors.** Tverdokhleб E.V., Linnik Y.A. – Relationship between the endurance to the action of stress factors – accelerated aging and freezing to -20 °С on the one hand, and the genome composition and ploidy level of species and forms of subgenus *Voeoticum* has been determined. Accelerated aging in the majority of the samples reduces the germinating energy and germination score, but freezing increases them. Adding of *Aegilops* genomes *D* and *U* to the base genome of *T. timopheevii* more significantly increases the resistance of seeds to stress factors than adding of subgenome *A*.

**Key words:** wheat, seeds, species, subgenome, stress factors, accelerated aging, freezing, germinating energy, germination score.

### ВСТУП

Для генетичного покращення провідної зернової культури – м'якої пшениці перспективним є використання споріднених видів і форм групи *Triticum timopheevii* Zhuk., що утворюють підрод *Voeoticum*. Вони несуть такі корисні спадкові ознаки, як імунітет до хвороб та шкідників, високий вміст у зерні білка та клейковини та ряд інших [1]. Успіх у використанні цих видів і форм у значній мірі визначається їх фізіологічним гомеостазом, який проявляється у витривалості до дії несприятливих чинників і успадковується сортами пшениці, створюваними за їх участі [2]. Зокрема, дуже важливою є гомеостатична реакція зернівки – органу, через який здійснюється зв'язок між поколіннями рослини. Витривалість зернівок має сут-

теве значення також для тривалого зберігання зразків генофонду у генбанках. Як і усі ознаки та властивості рослини, ця витривалість формується як результат взаємодії спадкової основи з комплексом чинників середовища. Спадкова складова витривалості зернівок до стресових чинників вивчена недостатньо.

У зв'язку з цим метою цього дослідження є встановлення зв'язку між витривалістю насіння до дії стресових чинників з геномним складом видів і форм підроду *Boeoticum*.

## МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Матеріалом для досліджень були представники підроду *Boeoticum* з колекції Національного банку генетичних ресурсів рослин України: *T. timopheevii* Zhuk. (IR00158, Грузія) – базовий вид, геномна формула  $A^bA^bGG$ ,  $2n=28$ ; *T. Ч timococum* (UA 0500025 Болгарія) – одержаний додаванням до геному *T. timopheevii* субгеному *A* від *T. monococum* L., геномна формула  $A^bA^bA^mA^mGG$ ,  $2n=42$ ; форми з Японії, Університету м. Кіото: *T. Ч kiharae* (UA0500014) – створений залученням до геному *T. timopheevii* субгеному *D* від *Ae. tauschii* Coss. геномна формула  $A^bA^bGGDD$ ,  $2n=42$ , та АД 217 (UA0500017), у якому геном *T. timopheevii* поєднаний з геномом *U* від *Ae. umbellulata*, геномна формула  $A^bA^bGGUU$ ,  $2n=42$ ; *T. militinae* Zhuk. et Migusch. (UA0300257,  $A^bA^bG^mG^m$ ,  $2n=28$ ), два зразки амфіплоїда *T. Ч miguschovae* UA0500015 та UA0500016, геномна формула  $A^bA^bG^mG^mDD$ ,  $2n=42$ , синтезовані у Краснодарському НДІСГ Є.Г. Жировим шляхом схрещування *T. militinae* та *Aegilops tauschii* з подальшим подвоєнням набору хромосом; представники видів і сортів підроду *Triticum*: *T. aestivum* L. (геномна формула  $A^uA^uBBDD$ ,  $2n=42$ ), сорт Харківська 26 (UA0101499); *T. durum* Desf. сорт Спадщина (UA0201075), геномна формула  $A^uA^uBB$ ,  $2n=28$ . Зразки підроду *Boeoticum* одержані з Всесоюзного (нині Всеросійський) науководослідного інституту рослинництва ім. М.І. Вавилова, Росія. Сорти м'якої та твердої пшениці надані оригіноматором – лабораторією селекції ярої пшениці Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва УААН, Україна.

Досліджували насіння двох репродукцій: 2008 і 2009 років. Насінневий матеріал був вирощений на дослідному полі 7-и польної селекційної сівозміни експериментальної бази “Елітне” Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва УААН, яка розташована в північно-східній частині Лісостепу України (Харківська область, Харківський район). Грунт дослідного поля – типовий потужний чорнозем, який

має рН = 5,7, запаси поживних речовин складають 0,29 % азоту, 0,17 % фосфору і 1,95 % калію. З цих запасів нітратний азот може бути використаний на 80-100 %, обмінний калій на 40-60 % і рухомий фосфор на 10-20 % (за даними сектору агрохімії Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва).

Умови, в яких насіння достигає, істотно впливають на його життєздатність і витривалість до зберігання. Особливо важливі погодні умови на XI – XII етапах органогенезу, на яких відбувається накопичення поживних речовин у зернівці та їх перетворення у запасні речовини [3]. У 2008 р. у цей період максимальна температура коливалась у межах 31,3-32,4 °С, опади склали 1,2-0 мм. А у 2009 р. період формування та наливу зерна був більш вологим і спекотним: максимальна  $t^{\circ}$  становила 33,2-36 °С, опади 34,6-45,7 мм.

Визначали схожість та енергію проростання насіння за двох режимів передобробки до закладання на пророщування. Для моделювання природного старіння насіння з метою встановлення витривалості до зберігання використовували методику прискореного старіння за Б.С. Лихачовим [4], у відповідності до якої насіння витримується у герметично закритій тарі впродовж місяця за температури 37°С. Паралельно, впродовж місяця, насіння з вологістю 7-8% витримували у герметично закритій тарі в морозильній камері за -20°С. Контролем слугувало насіння, витримане такий самий термін за кімнатної температури в паперових пакетах без сушки.

Ступінь мінливості показників енергії проростання та схожості насіння у досліді визначали за індексом (I%), який розраховували за формулою:

$I\% = (1 - X_1/X_2) * 100$ , де  $X_1$  – середній показник у дослідному варіанті,  $X_2$  – середній показник контролю [5]. Додатне значення індексу означає зменшення показника, від'ємне – його зростання.

Вірогідність різниці між показниками варіантів досліді визначали порівнянням з найменш суттєвою різницею (НСР), яку визначали за результатами дисперсійного аналізу [6].

## РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Аналіз вихідних даних (контрольний варіант) енергії проростання і схожості насіння показує, що межі обох показників вивчених зразків по роках відрізнялись не суттєво: енергія проростання у 2008 р. від 84,3% до 98%, у 2009 р. від 85% до 96,3%; схожість відповідно від 88,3% до 99,7% та від 89,3% до 97,7%. В обидва роки досліджень

найнижчі показники мали *T. militinae* та *T. timococum*. Стабільно високими показниками характеризувався *T. miguschovae* UA0500016. Середнє місце займали *T. miguschovae* UA0500015 та сорт твердої пшениці Спадщина. Інші зразки змінювали свої показники та місце у ранжируваному ряді зразків у посушливому 2009 р. порівняно з більш сприятливим 2008 р. Суттєве зменшення обох показників майже на 10% відбулось у базового виду *T. timopheevii*; енергія проростання знизилась на 3-4% у *T. migushovae* UA0500015 та сорту Харківська 26; схожість знизилась на 2% у *T. miguschovae* UA0500016, на 5,7% у Харківської 26.

Прискорене старіння у більшості зразків в обидва роки обумовило зниження енергії проростання і схожості насіння ( $I > 0$ ). Причому насіння репродукції 2009 р. реагувало на прискорене старіння значно сильніше, ніж насіння 2008 р. репродукції. У насіння 2008 р. найбільш суттєвим зниження енергії проростання було у *T. timococum* – 7,67% та Харківської 26 – 5,15%; схожості у *T. kiharae* та Харківської 26 – на 4-5%. Насіння репродукції 2009 р. значно знизило обидва показники у *T. timopheevii*, *T. timococum*, *T. migushovae* UA0500015, *T. militinae*. Насіння 2008 р. практично не змінило обидва показники під впливом прискореного старіння у *T. migushovae* UA0500015 та *T. miguschovae* UA0500016; незначно змінило енергію проростання у *T. kiharae*, схожість у Спадщини. Насіння репродукції 2009 р. не змінило енергію проростання у *T. kiharae*, незначним було зниження схожості у *T. miguschovae* UA0500016; сорти Харківська 26 та Спадщина реагували на прискорене старіння певним підвищенням обох показників.

Таблиця 1

**Вплив прискореного старіння та проморожування на енергію проростання та схожість насіння видів та форм підроду *Воеoticum* та сортів пшениці ярої репродукції 2008 та 2009 рр.**

Вид форма, сорт	Контроль		Прискорене старіння				Проморожування			
	Е*	С*	Е	С	I% <sub>ен</sub>	I% <sub>сп</sub>	Е	С	I% <sub>ен</sub>	I% <sub>сп</sub>
Репродукція 2008 р.										
<i>T. timopheevii</i>	97,7	99,7	95	99	2,76	0,7	98	98,7	-0,3	1,0
<i>T. timococum</i>	91,3	92,3	84,3	89	7,67	3,6	95	95,7	-4,0	-3,7
<i>T. kiharae</i>	92	96	91	91,3	1,09	4,9	94,3	96	-2,5	0,0
<i>АД - 217</i>	95,3	97,3	93,3	95,3	2,20	2,1	95,7	96,3	-0,4	1,0
<i>T. militinae</i>	84,3	88,3	82,3	89	2,37	-0,8	93,7	95,7	-11,2	-8,4

<i>T. migushovae</i> UA0500015	90,7	95	91,3	94,7	-0,66	0,3	96,7	97,3	-6,6	-2,4
<i>T. miguschovae</i> UA0500016	98	98	96,7	98	1,33	0	97	99	1,0	-1,0
Харківська 26	97	99	92	95	5,15	4,0	96	98	1,0	1,0
Спадщина	93,7	95	95,3	97	2,76	0,7	95	95,3	-1,4	-0,3
НСР <sub>05</sub> контроль- чиник	-	-	3,4	4,2	-	-	3,7	2,8	-	-
Репродукція 2009 р.										
<i>T. timopheevii</i>	88,3	89,7	70,3	73	20,4	18,6	78,3	92,3	11,3	-2,9
<i>T. timococum</i>	90,3	92,7	80	82,7	11,4	10,8	90,7	91,3	-0,4	1,5
<i>T. kiharae</i>	92	97,7	91,7	93,7	0,3	4,1	92,3	97,3	-0,3	0,4
АД - 217	96,3	96,3	90,3	91,7	6,2	4,8	95,7	95,7	0,6	0,6
<i>T. militinae</i>	85	89,3	78,7	79,3	7,4	11,2	80	90	5,9	-0,8
<i>T. migushovae</i> UA0500015	91,7	95,7	82,3	89,7	10,2	6,3	95,3	96,7	-3,9	-1,0
<i>T. miguschovae</i> UA0500016	94	96	90	95	4,3	1,0	94,7	93,7	-0,7	2,4
Харківська 26	93,3	93,3	93,7	98	-0,4	-5,0	94,7	96,3	-1,5	-3,2
Спадщина	91,7	95,7	94,3	96,3	-2,8	-0,6	94,3	95,3	-2,8	0,4
НСР <sub>05</sub> контроль- чиник	-	-	4,8	4,2	-	-	2,1	2,3	-	-

Е – енергія проростання насіння, %; С – схожість насіння, %; І – індекс мінливості

Проморожування насіння за температури  $-20^{\circ}\text{C}$ , на протипагу прискореному старінню, обумовило у більшості зразків зростання енергії проростання та схожості ( $I < 0$ ). Найбільш сильно реагувало на проморожування підвищенням обох показників одержане у більш сприятливому 2008 р. насіння *T. militinae* ( $I_e = -11,15\%$ ,  $I_{cx} = -8,38\%$ ), *T. timococum* та *T. migushovae* UA0500015 ( $I_e < -4\%$ ,  $I_{cx} < -2\%$ ); слабше *T. kiharae* та Спадщина за енергією проростання. Решта зразків реагували дуже слабко ( $I \geq -1$ ). На відміну від 2008 р., насіння репродукції 2009 р. суттєво зменшило енергію проростання в обох диплоїдних видах підроду *Boeoticum* - *T. militinae* та *T. timopheevii*, певне зменшення схожості відбулось у *T. miguschovae* UA0500016. З інших зразків помітно збільшили енергію проростання *T. migushovae* UA0500015 і Спадщина, схожість - *T. timopheevii* і Харківська 26. Майже не ре-

агувало обома показниками на проморожування насіння 2009 р. *T. kiharae* та АД-217.

Для порівняльної оцінки вивчених форм пшениці за ступенем зміни показників енергії проростання і схожості у відповідь на дію стресових чинників, обрахували суми індексів енергії проростання та схожості за репродукціями обох років окремо для варіанту з прискореним старінням і варіанту проморожуванням (табл. 2).

Таблиця 2

**Суми індексів стресових чинників у видів та форм підроду  
Triticum та сортів пшениці ярої**

Вид форма, сорт	2n	Геномна формула	Суми індексів			
			прискорене старіння		проморожуван- ня	
			Е	С	Е	С
<i>T. timopheevii</i>	28	$A^bA^bGG$	23,16	19,3	11	-1,9
<i>T. timococum</i>	42	$A^bA^bA^mA^mGG$	19,07	14,4	-4,4	-2,2
<i>T. kiharae</i>	42	$A^bA^bGGDD$	1,39	9	-2,8	0,4
АД - 217	42	$A^bA^bGGUU$	8,4	6,9	0,2	1,6
<i>T. militinae</i>	28	$A^bA^bG^mG^m$	9,77	10,4	-5,3	-9,2
<i>T. migushovae</i> UA0500015	42	$A^bA^bG^mG^mDD$	9,54	6,6	-10,5	-3,4
<i>T. miguschovae</i> UA0500016	42	$A^bA^bG^mG^mDD$	5,63	1	0,3	1,4
Харківська 26	42	$A^uA^uBBDD$	4,75	-1	-0,5	-2,2
Спадщина	28	$A^uA^uBB$	-0,04	0,1	-4,2	0,1

У групі *T. timopheevii* додавання до базового геному додаткових субгеномів *A*, *D*, *U* з переходом на гексаплоїдний рівень (відповідно *T. timococum*, *T. kiharae*, АД 217) у 2008 р. призвело до зниження енергії проростання та схожості; у 2009 р. — навпаки, до підвищення цих показників порівняно з *T. timopheevii*. Разом з цим, цей перехід обумовлює у варіанті з прискореним старінням зменшення суми індексів енергії проростання та схожості; у варіанті з проморожуванням зменшення абсолютної величини та знаку суми індексів енергії проростання (суми індексів схожості відрізняються у межах помилки досліджу). Все це у кінцевому рахунку означає, що перехід з тетраплоїдного на гексаплоїдний рівень підвищує стабільність насіння за показниками життєздатності, його витривалість до дії стресових

чинників. Причому додавання субгеному *A* у меншій мірі впливало на цю стабільність, а субгеноми егілопсів *D* та *U* обумовило більш високий ступінь гомеостазу. Це добре узгоджується з тією роллю, яку відіграли ці геноми у природній еволюції видів *Triticum* L. і *Aegilops* L.: саме вони стали основою видів з найбільш широкою екологічною адаптованістю у цих родах – *Ae. cylindrica*, *Ae. triuncialis*, *Ae. lorentii*, *T. aestivum*.

У групі *T. militinae* додавання субгеному *D* (*T. miguschovae* UA0500015, *T. miguschovae* UA0500016) у насіння обох років репродукції збільшило як енергію проростання, так і схожість. У варіанті з прискореним старінням зменшилась сума індексів енергії проростання та схожості; у варіанті з проморожуванням зменшилась абсолютна величина суми індексів схожості. *T. miguschovae* UA0500015 виявилась більш мінливою, ніж *T. miguschovae* UA0500016, особливо за сумою індексів енергії проростання у варіанті з проморожуванням, що пояснюється участю у створенні останньої форми зразка *Ae. tauschii* з більшим адаптивним потенціалом. У цілому ж підтверджується закономірність, встановлена для групи *T. timopheevii*.

Для встановлення взаємозв'язку показників життєздатності насіння у різних варіантах досліду були розраховані коефіцієнти кореляції. У таблиці 3 представлені ті з них, які були вірогідними і вищими за середні. Аналіз даних показує, що енергія проростання і схожість тісно і позитивно пов'язані між собою як в межах кожного варіанту, так і між варіантами. Зміна кожного з цих показників від'ємно і тісно корелює з їх величиною. Таким чином, як слід було очікувати, більш «сильне» насіння, яке має високі показники енергії проростання і схожості, є і більш витривалим до стресових чинників – прискореного старіння та проморожування. Разом з цим, виявляється, що це спостерігається в цілому для даного набору зразків незалежно від генотипу.

## ВИСНОВКИ

1. Найнижчими показниками енергії проростання та схожості насіння характеризуються *T. militinae* та *T. timococum*, стабільно високими – *T. miguschovae* UA0500016. Середнє місце займають *T. miguschovae* UA0500015 та сорт твердої пшениці Спадщина.

2. Прискорене старіння насіння у переважної більшості зразків обумовлює зниження його енергії проростання і схожості.

3. Проморожування насіння за температури  $-20^{\circ}\text{C}$  обумовило у більшості зразків зростання енергії проростання та схожості.

Таблиця 3

**Коефіцієнти кореляції між показниками життєздатності насіння зразків видів та форм підроду *Vaeoticum* та сортів пшениці ярої під дією стресових чинників**

		Ознака		Коефіцієнт кореляції
перша		друга		
варіант	показник	варіант	показник	
Контроль	енергія проростання	контроль	схожість	0,90
		прискорене старіння	енергія проростання	0,73
			схожість	0,70
		проморожування	енергія проростання	0,65
	схожість		0,66	
	схожість	прискорене старіння	енергія проростання	0,77
			схожість	0,74
		проморожування	енергія проростання	0,68
схожість			0,71	
При- скорене старіння	енергія проростання	прискорене старіння	схожість	0,96
			індекс енергії проростання	-0,85
			індекс схожості	-0,82
	енергія проростання	проморожування	енергія проростання	0,80
			схожість	0,72
	схожість	прискорене старіння	індекс енергії проростання	-0,83
			індекс схожості	-0,90
		проморожування	енергія проростання	0,89
			схожість	0,78
	індекс енергії проростання	прискорене старіння	індекс схожості	0,87
			проморожування	енергія проростання
		схожість		-0,56
	індекс схожості	проморожування	енергія проростання	-0,81
			схожість	-0,64
Проморожування	енергія проростання	проморожування	схожість	0,79
	індекс енергії проростання	проморожування	індекс схожості	0,84



4. У видів та форм підроду *Boeoticum* додавання до базового геному *T. timopheevii* додаткових субгеномів з переходом від тетраплоїдного на гексаплоїдний рівень підвищується витривалість насіння до дії стресових чинників.

5. Додавання субгеномів егілопсів *D* та *U* у більшій мірі підвищує витривалість насіння до стресів, ніж додавання субгеному *A*.

6. Насіння видів та форм підроду *Boeoticum* з високими вихідними показниками енергії проростання і схожості є більш витривалим до дії стресових чинників.

#### Література

1. Дорофеев В.Ф., Удачин Р.А., Семенова Л.В., Новикова М.В., Градчанінова О.Д., Шитова И.П., Мережко А.Ф., Филатенко А.А. Пшеницы мира / В.Ф. Дорофеев – Л.: Агропромиздат, 1987. – 560 с.

2. Жученко А.А. Генетическая природа адаптивного потенциала возделываемых растений. / А.А. Жученко // Идентифицированный генофонд растений и селекция. – С.-Пб., 2005. – С. 36-101.

3. Генкель П. А. Физиология сельскохозяйственных растений. Том IV Физиология пшеницы. Из-во Московского университета 1969. – С 147-148

4. Лихачёв Б. С. Некоторые методические вопросы изучения биологии старения семян. / Б. С. Лихачёв // Сельскохозяйственная биология. - 1980. – Т. XV, № 6. – С. 842 – 844.

5. Драгавцев В. А. Новый метод генетического анализа полигенных количественных признаков растений. /В. А. Драгавцев // Идентифицированный генофонд растений и селекция. – С.-Пб., 2005. – С. 20-35.

6. Лакин Г.Ф. Биометрия. / Г. Л. Лакин // 3-е изд. - М. : Высшая школа, 1980. - 294 с.

**Реакция семян видов и форм подрода *Boeoticum* на стрессовые факторы.** Твердохлеб Е.В., Линник Ю.А. – Установлена связь между выносливостью к действию стрессовых факторов – ускоренного старения и промораживания до температуре -20 °С с одной стороны и геномным составом и плоидностью видов и форм подрода *Boeoticum* с другой. Ускоренное старение у большинства образцов снижает энергию прорастания и всхожесть, а промораживание – повышает. Добавление генов эгиплопсов *D* и *U* к базовому геному *T. timopheevii* более существенно повышает выносливость семян к стрессовым факторам, чем добавление субгенома *A*.

**Ключевые слова:** пшеница, семена, вид, субгеном, стрессовые факторы, ускоренное старение, промораживание, энергия прорастания, всхожесть.