

Н. С. САРКИСЯН, Г. А. БАБАДЖАНЯН, А. А. МКРТЧЯН

ГЕНЫ НЕКРОЗА У ПШЕНИЦЫ *T. DURUM*

Гены некроза у пшеницы *T. durum* не подвергались систематическому изучению. Впервые некроз у гибридных растений от скрещивания пшениц *T. durum* с сортами *T. aestivum* наблюдала Кобальтова [4], однако в то время генетические причины гибридного некроза не были известны, и автор преждевременную гибель растений объясняет несовместимостью разнохромосомных видов пшеницы. В 1929 г. Декапрелевич [2] опубликовал сообщение о комплементарном действии генов некроза. В числе 28 комбинаций, давших в F_1 летальный и сублетальный эффект, автор приводит 5 комбинаций, в которых одним из родителей служили сорта *T. durum*. Характерно, что все эти гибриды с сортом *velutinum* (*T. aestivum*) были строго летальными. Костюченко [5] свои исследования вел на сортах *T. aestivum*. Шулыгин [6] отметил преждевременную гибель многих межвидовых гибридов. Дуброва [3] также наблюдала ряд некротических гибридов при скрещивании сортов *T. durum* с сортами *T. aestivum*. Однако во всех этих исследованиях еще не дана характеристика генов некроза у сортов пшеницы *T. durum*.

С точки зрения локализации генов некроза и их характеристики сорта этого вида мало изучены. Зевен в своем первом сообщении [12] о генах некроза приводит 3 сорта *T. durum*, во втором [13]—один сорт. В третьем списке сортов [14]—ни один сорт *T. durum* не встречается. В четвертом сообщении [15], обобщающем все данные, какие были известны по некрозу пшеницы, приводится перечень 10 сортов *T. durum*. Хермсен [7] в своих сообщениях приводит списки сортов *T. durum* и *T. aestivum* смешанно, однако сорта мягкой пшеницы составляют подавляющее большинство. Автор [8] отмечает, что большинство носителей гена Ne_1^2 относится к сортам *T. durum* или ведет свое происхождение от пшениц этого вида. Трудно сказать, какое количество из изученных 1835 сортов [15] относится к *T. durum*, хотя известно, что некроз был изучен преимущественно методом внутривидовой гибридизации сортов *T. aestivum*. Хермсен [7] в своей работе указывает, что 5 сортов, в том числе и Арнаутка, имеют ген Ne_2 . Однако наша неоднократная проверка показала, что Арнаутка имеет ген Ne_1^1 . Нишикава [10], изучив 75 сортов тетраплоидной пшеницы, в том числе и 20 сортов *T. durum*, не нашел ни одного сорта носителя Ne_2 . Он же [10] проверил использованные Хермсеном [7] данные Бойда и Уильямса о наличии гена Ne_2 у тетраплоидов и пришел к выводу, что

«некроз, найденный Бойдом и Уильямсом, не был обусловлен Ne генотипом».

Нами было проверено 62 сорта *T. durum*. Из них 56 оказались носителями Ne_1^{st} и 6—бесфакторными (список этих сортов приводится в конце статьи). Таким образом, выясняется, что ген Ne_2 у *T. durum* до сих пор никем не обнаружен, поэтому мы должны согласиться с Нишикава, что «...было бы разумно временно признать, что Ne_2 не имеется среди тетраплоидных сортов. Это соответствовало бы и взгляду Цуневаки и Кихара, что Ne_2 возник у пшениц на гексаплоидном уровне».

Наши многолетние сравнительные исследования внутривидовых (*T. aestivum*) и межвидовых (*T. aestivum* × *T. durum*) гибридов показали, что во всех случаях некротические процессы у межвидовых гибридов происходят более интенсивно, чем у внутривидовых. Кроме многочисленных сравнений межвидовых и внутривидовых гибридов, был проведен контрольный эксперимент: 15 комбинаций, у которых одним из родителей был сорт Арандани (*T. durum*), сравнивались с 15 внутривидовыми гибридами, у которых при повторении второго родителя первый был носителем сильного гена Ne_1^s —сорт Лютесценс 1163 (*T. aestivum*). По данным этого эксперимента, если у внутривидовых гибридов фенокритическая фаза наступает со второго-третьего листа, в зависимости от силы аллелей родительских форм, то у гибридов с участием *T. durum* она начинается с первого-второго листа. Если гибель (эффективная летальная фаза) у внутривидовых гибридов наступает в фазе 10—12 листьев, то гибриды с участием сорта *T. durum* погибают, как правило, в фазе 3—5 листьев. У гибридов с участием сортов *T. durum* фенокритическая фаза всегда наступает на 2—3 дня раньше, чем у внутривидовых гибридов. У строго некротических внутривидовых гибридов, когда сорта *T. aestivum* являются носителями сильных генов некроза (Ne_1^s , Ne_2^s , Ne_2^{ms}), фенокритическая фаза может наступить на одной и той же стадии морфологической дифференцировки (в фазе 2-х листьев) с межвидовыми гибридами, однако и в этом случае по срокам появления некроза гибриды с участием *T. durum* на 2—3 дня опережают внутривидовые гибриды, а их гибель наступает гораздо раньше. Независимо от того, что фенокритическая фаза может наступать на той же стадии дифференцировки, межвидовые гибриды значительно раньше погибают, что указывает на большую интенсивность процессов некроза под влиянием необычно большой силы гена некроза (Ne_1^{st}) у сортов *T. durum*.

Между сроком появления и интенсивностью некроза (сроком гибели) существует прямая связь—чем раньше наступает фенокритическая фаза, тем скорее наступает гибель растений,—однако между морфологическим периодом появления фенокритической фазы (количество листьев) и степенью интенсивности некроза (срок гибели) нет такой прямой связи. Некроз может проявиться у разных гибридов в один и тот же период дифференцировки и привести их к гибели в разные сроки. Во всех случаях, даже когда сравниваются гибриды сортов *T. aestivum*, носителей сильных генов некроза, с гибридами с участием *T. durum*, можно видеть,

что некроз у межвидовых гибридов всегда проявляется раньше, носит более интенсивный характер, обладает большей разрушительной силой и приводит к значительно более раннему летальному исходу, чем у внутривидовых.

Возможны два объяснения причин исключительной экспрессивности некроза у гибридов с участием сортов *T. durum*. Можно предположить, что межвидовые отношения, обусловленные разным числом хромосом у этих видов, разностью их геномов (АВД, АВ) и спецификой ядерно-плазматических отношений, у гибридов могут привести к своеобразной генетической среде, в которой усилится действие гена Ne_1^s , носителями которого являются сорта *T. durum*. При таком объяснении мы должны прийти к выводу, что ген Ne_1^s у *T. aestivum* и ген Ne_1^s у *T. durum*—тот же ген, который при внутривидовой гибридизации проявляет себя слабо, а при межвидовой—сильно. Однако, по мере получения новых фактов, мы пришли к выводу, что ген Ne_1^s у сортов *T. aestivum* и Ne_1^s у сортов *T. durum*—разные гены аллеломорфного ряда и что ген у *T. durum* является более сильным и может быть обозначен как ген Ne_1^t [1].

Имеются некоторые основания предполагать, что генетическая среда, создаваемая межвидовой гибридизацией, не может оказывать существенного влияния на степень экспрессивности генов некроза; в решающей мере она определяется не генетической средой, а силой аллелей родительских форм. Согласно этому взгляду, гены с определенным индексом силы аллелей, будучи перенесенными в другие генетические среды, должны сохранить одинаковую силу, т. е. проявлять такую же экспрессивность, какой они обладали у источника этих генов.

Яровая пшеница *T. aestivum* Марквилло получена от скрещивания Маркиза с сортом *T. durum*—Yumillo. Калдуэлл и Комpton [11] нашли, что при скрещивании твердой пшеницы *T. durum* Р. Д. 94587 с рядом сортов *T. aestivum* некроз развивается так же, как и при скрещивании этих сортов мягкой пшеницы с сортом Марквилло. Этот факт показывает, что ген Ne_1 , перенесенный из сорта Yumillo (*T. durum*) в среду 42-хромосомной пшеницы *T. aestivum*, сохраняет в неизменном виде свою экспрессивность и что в таких случаях межвидовые (*T. durum* × *T. aestivum*) и внутривидовые (*T. aestivum* × *T. aestivum*) гибриды в одинаковой степени некротичны. В другом случае ген Ne_1 сорта Yumillo был переведен в три различные генотипа *T. aestivum* и все же оказалось, что сила гена у этих разных сортов проявилась в одинаковой степени.

Хермсен [9] показал, что яровая пшеница Марквилло (*T. aestivum*), американский сорт озимой пшеницы Понка и германский сорт озимой пшеницы Феликс, получившие ген Ne_1^s от сорта Yumillo (*T. durum*), несмотря на их различия, мало отличаются по экспрессивности при скрещивании их с одним и тем же сортом—носителем гена Ne_2 .

В наших опытах был найден носитель гена Ne_1^t у пшеницы *T. aestivum*—сорт Ростовская Местная (каталог ВИРа 39941). Происхождение этого сорта нам неизвестно и мы не знаем, получил ли он ген Ne_1^t от пше-

ницы *T. durum*. Однако в данном случае это и не имеет значения. Проверка показала, что этот сорт имеет 42 хромосомы. Используя его, мы получили внутривидовой гибрид Ростовская Местная \times Бенгалензе (*T. aestivum* \times *T. aestivum*) и сравнили экспрессивность некроза с межвидовым гибридом Кара-Клык (каталог ВИР-а 35547) \times Бенгалензе (*T. durum* \times *T. aestivum*). У обоих гибридов 20.XI.1970 г. было отмечено появление некроза. В фазе трех листьев они имели по одному погибшему листу, а два оставшихся были в равной степени поражены некрозом (рис. 1 и 2).

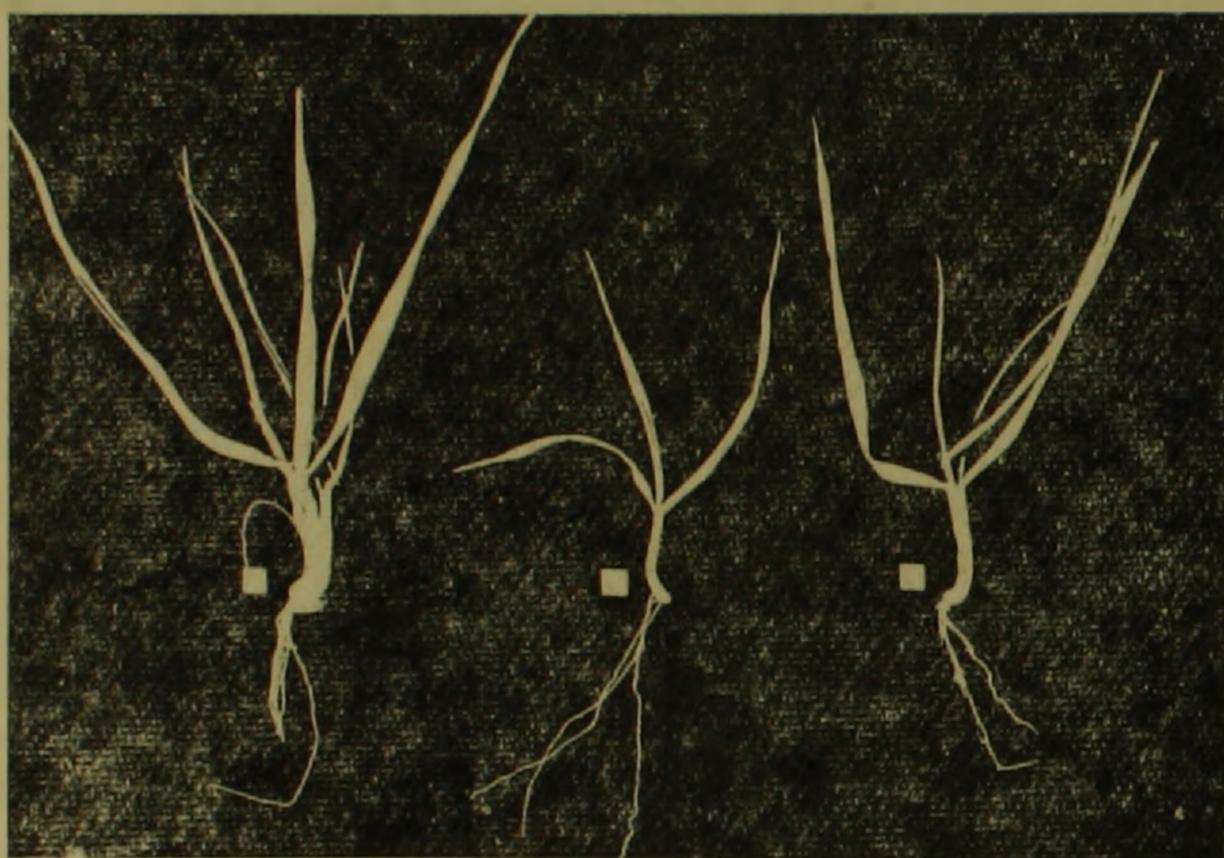


Рис. 1. Слева направо: Ростовская Местная (каталог ВИР 39941) ♀
Ростовская Местная \times Бенгалензе — внутривидовой гибрид F_1 , Бенгалензе ♂.

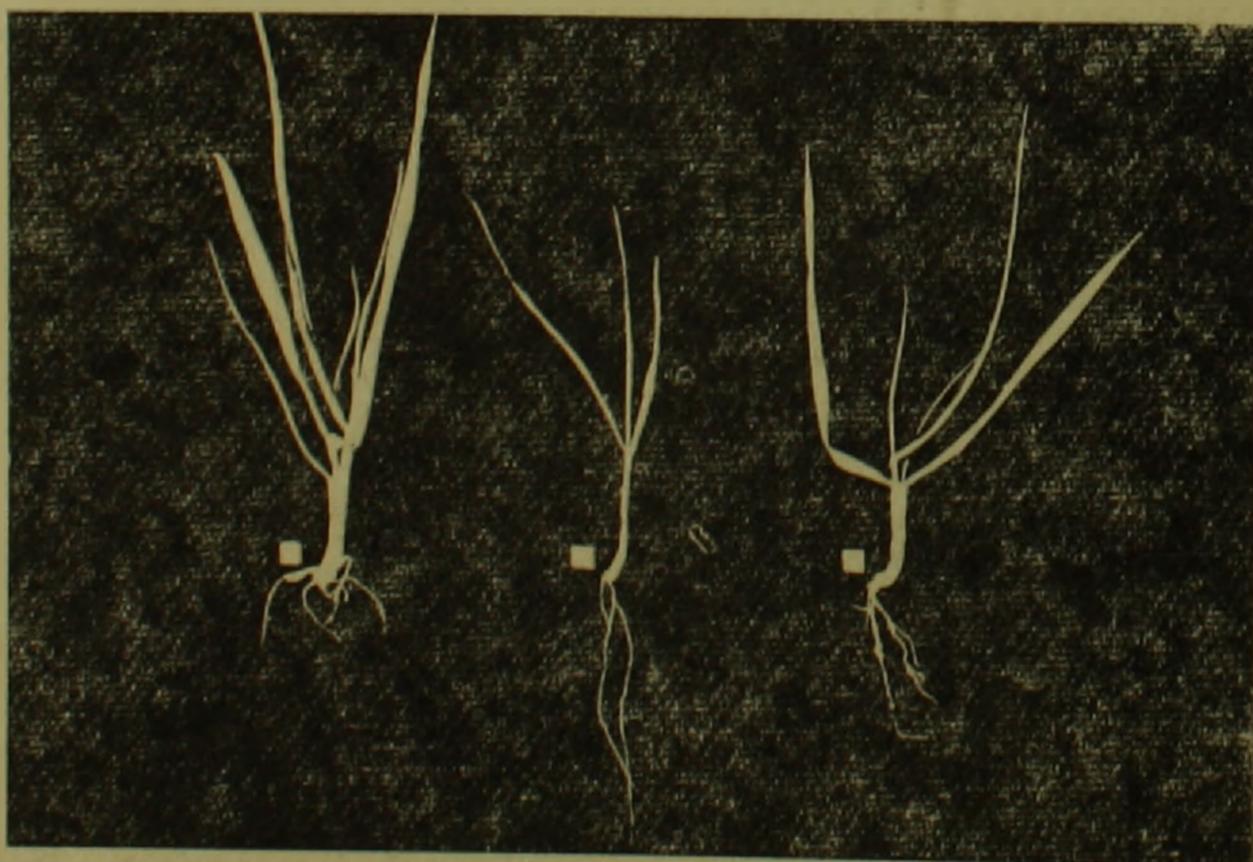


Рис. 2. Слева направо: Ануликум (Кара-Клык — каталог ВИР 35547) ♀,
Ануликум \times Бенгалензе — межвидовой гибрид F_1 , Бенгалензе ♂.

Особую экспрессивность некроза у гибридов с участием *T. durum* не следует относить к межвидовым отношениям, хотя бы потому, что если один из родителей внутривидового гибрида является носителем гена Ne_1^t , то некроз проявляется у 42-хромосомного гибрида с такой же силой, как и у межвидового 35-хромосомного. Устанавливая отличие гена Ne_1^s у *T. aestivum* от гена Ne_1^{st} у *T. durum*, мы исходим также из того, что сорта Лютеценс 1163, Одесская 13 и, возможно, другие сорта в пределах вида *T. aestivum* являются, как правило, носителями наиболее сильного гена, приводящего во многих случаях к строго летальному исходу, но все же они слабее, чем гены некроза у сортов *T. durum*. Если бы они были перенесены из сортов *T. durum*, то не отличались бы столь значительно от Ne_1 по силе экспрессивности. Но имеется еще одно подтверждение наличия гена некроза, отличающегося большей силой экспрессивности, в данном случае более убедительно показывающее, что межвидовые отношения уступают в разбираемом вопросе силе множественных аллелей. Как известно, Ne_1^w и Ne_2^w наиболее слабые гены некроза из обнаруженных до сих пор. Некоторые сорта (как, например, *Virtus*), отнесенные к бесфакторным, на самом деле являются носителями гена Ne_2 . При скрещивании таких сортов с мягкими пшеницами с геном Ne_1 получается нормальный фенотип, а при их гибридизации с сортами *T. durum* возникает сильнонекротическое потомство, что также следует объяснить особой силой гена некроза у сортов *T. durum*. Последние, вследствие необычайной силы их генов некроза, являются хорошими тестерами для обнаружения гена Ne_2 [1] у сортов, которые до сих пор во многих лабораториях относились к числу пшениц, не имеющих факторов некроза. У межвидовых гибридов между общей мощностью растений, продолжительностью их жизни и силой аллелей родительских форм имеется прямая зависимость. Чем слабее ген некроза Ne_2 у сортов *T. aestivum*, тем дольше живут растения, тем менее экспрессивен некроз.

Отсюда мы делаем заключение, что как бы не изменялась физиологическая среда вследствие межвидовой гибридизации, решающим фактором различной экспрессивности некроза у внутривидовых и межвидовых гибридов остается большая сила гена некроза у сортов *T. durum* и относительная слабость соответствующего гена у сортов *T. aestivum*.

Известно, что время наступления фенокритической фазы некроза генетически детерминировано. Некроз фазоспецифическое явление. Многие исследователи, и в особенности Калдуэлл и Комpton [11], отмечают, что он связан с определенной степенью зрелости тканей листа и начинается с наиболее старой ткани, т. е. с верхушки листа. Общая физиологическая депрессия, столь характерная для межвидовых гибридов, значительно задерживающая развитие и дифференцировку растений, не может быть фактором, ускоряющим появление фенокритической фазы. Поэтому при рассмотрении вопроса и в этом аспекте раннее проявление некроза у межвидовых гибридов и особую интенсивность его остается приписать большей силе гена Ne_1^{st} у сортов *T. durum* в отличие от гена Ne_1^s у сортов *T. aestivum*.

Ниже приводится список изученных нами сортов *T. durum*.

Сорта *T. durum*, у которых обнаружен ген Ne_1^{SI}

№ каталога ВИР	Название сортов, образцов	Происхождение
1	2	3
	Гордеиформе 4	РСФСР
	Степная 70	РСФСР
	Гордеиформе 10	РСФСР
	Мелянопус	РСФСР
	Кубанка многозерная	РСФСР
	Донская горновка	РСФСР
34734	Гордеиформе 1404	РСФСР, Куйбышевская обл.
41219	Саратовская 31	РСФСР, Саратовская обл.
—	Гордеиформе 5695	РСФСР, Саратовская обл.
41652	Мелянопус 26	РСФСР, Саратовская обл.
21966	Гордеиформе 189	РСФСР, Саратовская обл.
39122	Гордеиформе 496	РСФСР, Горьковская обл.
28112	Донская 309	РСФСР, Ростовская обл.
40709	Кубанка 3	РСФСР, Краснодарский кр.
45227	Мелянопус 5	РСФСР, Краснодарский кр.
45225	Мелянопус 7	РСФСР, Краснодарский кр.
—	Южанка	Украинская ССР
—	Оз. твердая (популяция)	Украинская ССР
43287	Мичурника	Украинская ССР
23899	Сари бугда	Дагестанская АССР
15567	Hordeiforme	Дагестанская АССР
35108	Arulicum	Дагестанская АССР
35116	Arulicum	Дагестанская АССР
32453	Дербентская черноколосая	Дагестанская АССР
36433	Кара килчик	Дагестанская АССР
29525	Арандани	Азербайджанская ССР
38512	Гордеиформе 1426/7	Азербайджанская ССР
38265	Ак-бугда 13	Азербайджанская ССР
15121	Канадка	Азербайджанская ССР
40585	Севиנדж	Азербайджанская ССР
	Шарк	Азербайджанская ССР
	Гордеиформе 76/2	Азербайджанская ССР
	Кара-Сумбуль	Азербайджанская ССР
16813	Местная-апуликум	Азербайджанская ССР
38543	Тавтухи 19/28	Грузинская ССР
	Coerulescens	Армянская ССР
	Arulicum	Армянская ССР
	Coerulescens	Казахская ССР
40262	Пластовая 12	Казахская ССР
42064	Кустанайская 14	Казахская ССР
39781	Акмолинка 5	Казахская ССР
35373	Местная узбекская	Узбекская ССР
39163	Валенсия	Узбекская ССР
35547	Кара-Клык	Туркменская ССР
41368	Гордеиформе 44	Киргизская ССР

1	2	3
41546	Арнаутка Arnaut de toamna (Studina)	Молдавская ССР Румыния
32076	Карабашак	Югославия
38091	Hordelforme	Болгария
43478	Hordeiforme	Болгария
43502	Hordelforme	Болгария
43460	Hordelforme	Болгария
38695	Горденформе 132	Болгария
38095	Мелянопус 13	Болгария
42649	Горденформе 788	Болгария
38664	Барани 2	Иран

Сорта *T. durum*, у которых гены некроза не обнаружены

43746	Безостая 51 Дружба Горденформе 25	РСФСР Украинская ССР Украинская ССР
35373	Coeruleus	Узбекская ССР
35926	Египтянум	Болгария
44508	Murciense	Эфиопия

Институт земледелия
МСХ АрмССР,
лаборатория генетики

Поступило 23.IV. 1971 г.

Ն. Ս. ՍԱՐԳՍՅԱՆ, Գ. Հ. ԲԱՐԱՋԱՆՅԱՆ, Ա. Ա. ՄԿՐՏՉՅԱՆ

ՆԵԿՐՈԶԻ ԳԵՆՆԵՐԸ *T. DURUM* ՑՈՐԵՆԻ ՄՈՏ

Ա մ փ ո փ ու մ

T. durum ցորենի մի շարք սորտերի մոտ նեկրոզի գեների հայտնաբերման ուղղությամբ կատարված հետազոտություններից պարզվել է, որ այս տեսակին պատկանող ուսումնասիրված սորտերի մեծ մասը (90%) կրում է Ne_1 գենը, իսկ Ne_2 գենը նրանց մոտ չի հայտնաբերվել: Հոգվածում տրվում է նեկրոզի պարզացման բնութագիրը միջտեսակային (*T. durum* × *T. aestivum*) և ներտեսակային (*T. aestivum* × *T. aestivum*) հիբրիդների մոտ: Պարզվել է, որ կարծր ցորենների նեկրոզի գենի ավելի ուժեղ լինելու հետևանքով, միջտեսակային հիբրիդները աչքի են ընկնում նեկրոտիկ պրոցեսների ավելի մեծ ինտենսիվությամբ և բույսերի վաղ մահացությամբ: Քննարկվում է նեկրոտիկ պրոցեսների ինտենսիվության հարցը՝ կախված ծնողական ձևերի գենետիկական հեռավորությունից: Հոգվածում բերված է ուսումնասիրված կարծր ցորենների 63 սորտերի ցուցակը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Бабаджанян Г. А. Биологический журнал Армении, XIII, 2, 1970.
II, Л., 1929.
2. Декапрелевич Л. Л. Тр. Всесоюзн. съезда по ген., сел. зем. и пл. животноводству.
3. Дуброва В. П. Весті і АН БССР, с. біял. навук. 2, 1957.
4. Кобальтова Е. А. Сел. и сем. в СССР. Изд-во «Новая деревня». М., 1924.
5. Костюченко И. А. Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Соц. растениеводство, 19, Л., 1936.
6. Шульдин А. Ф. Тр. Ин-та генетики и селекции, т. IV, 1955, АН УССР.
7. Hermsen J. G. Euphytica, 12, 1, 1963.
8. Hermsen J. G. Euphytica, 12, 2, 1963.
9. Hermsen J. G. Genetica, т. 33, 4, 1963.
10. Nishikawa K. Seiken Zihō Rept. Kihara Inst. Biol. Res., v. 19, 1967.
11. Caldwell R., Compton L. Jour „Heredity“, V, 34, 3, 1943.
12. Zeven A. C. Euphytica, 14, 3, 1955.
13. Zeven A. C. Euphytica, 16, 1967.
14. Zeven A. C. Euphytica, 17, 1, 1968.
15. Zeven A. C. Euphytica, 18, 1, 1969.