ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXVII, № 1, 1974

УДК 631.523:582.633.11

П. А. ГАНДИЛЯН

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ О ВТОРИЧНОМ ВОЗНИКНОВЕНИИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА TRITICUM*

При изучении роли спонтанной гибридизации и мутаций в формообразовательных процессах у пшениц были выявлены факты вторичного происхождения отдельных известных науке видов.

После спонтанной гибридизации T. durum Desf. (2n=28) и T. aestivum L. (2n=42) и в результате дальнейших мутаций выявлено вторичное происхождение следующих видов или их типов: T. dicoccum Schubl., T. carthlicum Newski, T. spelta L., T. vavilovii Jakubz., формы типа T. macha Dek. et Men., T. militinae Zhuk. et Mig. и др.

Подобные факты дают материал для уточнения хода отдельных ступеней эволюционного совершенствования рода пшеницы, а также происхождения ее видов.

Несмотря на то, что наши знания о филогении пшеницы в последнее время намного обогатились, однако, как справедливо отмечает Менабде [13], многое остается еще нерешенным. Наряду с другими данными, подтверждающими то или иное положение в отношении филогении рода Triticum, важным считается явление деплоидизации и экспериментальный ресинтез существующих видов [7, 13]. Подобные факты выявляются чаще всего при гибридизации отдаленных форм и использовании методов экспериментального мутагенеза. Причем наблюдается образование таких видов пшеницы, которые не были использованы в эксперименте, т. е. вследствие гибридизации и экспериментального мутагенеза иногда возникают другие, но известные виды. Факты такого «вторичного» образования видов пшеницы, несомненно, имеют большое значение в познании путей эволюции рода Triticum L.

Вторичный процесс образования наблюдается даже у самых примитивных пшениц, диплоидных доноров генома A: дикой однозерянки—T. boeoticum Boiss. и культурной однозерянки—T. monococcum L.

Филатенко [18], скрещивая закавказские тетраплоидные виды—дикую араратскую двузерянку (T. araraticum Jakubz.) и западногрузинскую пшеницу Зандури (T. timopheevii Zhuk.),— во втором поколении обнаружила растения дикой однозерянки (T. boeoticum Boiss.), т. е. диплоидную пшеницу. Горгидзе [8] под воздействием ионизирующего облучения из тетраплоидной T. timopheevii получила реверсивную форму — диплоид (T. monococcum L.).

---

* Текст доклада, прочитанного на конференции по генетике и генетическим основам селекции, посвященной 50-летию образования СССР (ноябрь, Ереван, 1972 г.).

Вторичное происхождение диплоидных доноров генома А из тетраплоидных пшениц — новое доказательство правильности выводов Туманяна [15—17] о происхождении закавказских двузернянок из соответствующих однозернянок путем автополиплоидии. Следует отметить также, что этот вывод нашел экспериментальное подтверждение в работах грузинских генетиков [8, 13], которые мутагенным образом из T. monococcum получили весь полиплоидный ряд эндемичной пшеницы Зандури.

В наших коллекционных посевах пшениц часто наблюдалось появление спонтанных межвидовых гибридов. Начиная с 1958 г. отбирались зерновки спонтанных гибридов T. aestivum L. (2n=42) × T. durum Desf. (2n=28) и высевались отдельно. В последующих поколениях наблюдались бурные формообразовательные процессы. Появившиеся формы также тщательным образом выделялись и высевались отдельно. В настоящее время мы имеем целый ряд новых и интересных форм.

В формообразовательном процессе у голозерных пшениц как на тетраплоидном, так и на гексаплоидном уровнях намечаются разные направления. Одно ведет к пленчатости, к образованию полбовидных форм и вторичной полбы на тетраплоидном уровне и спельтоидных форм и вторичной спельты на гексаплоидном уровне. Другое направление ведет к образованию остей на колосковых чешуях и образованию легко либо очень легко обмолачиваемых «персикоидных» форм и вторичной «персидской» пшеницы (T. carthlicum Nevski) на тетраплоидном уровне и «персикоидных» форм на гексаплоидном. Наблюдаются и другие направления [5].

Отметим следующие факты.

Образование биотипов культурной двузернянки — T. dicoccum Schubl. По современным представлениям, культурная двузернянка произошла от дикорастущего предка путем одомашивания. От первичных культурных двузернянок путем дальнейших мутаций и эволюции разными путями произошли современные легкообмолачивающиеся тетраплоидные виды пшеницы. Доказательством этого положения, кроме прочего, служит и образование культурной двузернянки или полбовидной формы пшеницы из легкообмолачиваемых тетраплоидных видов (группы твердых пшениц). Такие образования являются вторичными, так как они возникают не от первичных предков, а от вышестоящих (от T. dicoccum) «поколений» эволюционной лестницы.

Мак Кей [12] приводит данные генетического анализа, выявляющие механизм расщепления голозерной пшеницы T. carthlicum при скрещивании с другими видами. Показано, что в комбинациях carthlicum × turgidum, carthlicum × durum в F_2 выщепляются типы dicoccum, а «при скрещивании между 6x спельтоидом и 4x carthlicum получается замечательная реконструкция настоящих vulgare и dicoccum» [12, стр. 14 и 15]. Аналогичные данные получены и у других исследователей. На подобные факты обратили внимание Вавилов и Якушкина [3] еще в 1925 г. Эти типы полбы должны рассматриваться как вторичные образования, так как T. dicoccum в этих скрещиваниях не участвовал.

Нами выделены интересные формы, похожие на T. dicoccum (рис. 1). Они получены вследствие спонтанного скрещивания T. durum × T. aestivum и дальнейшей мутации.

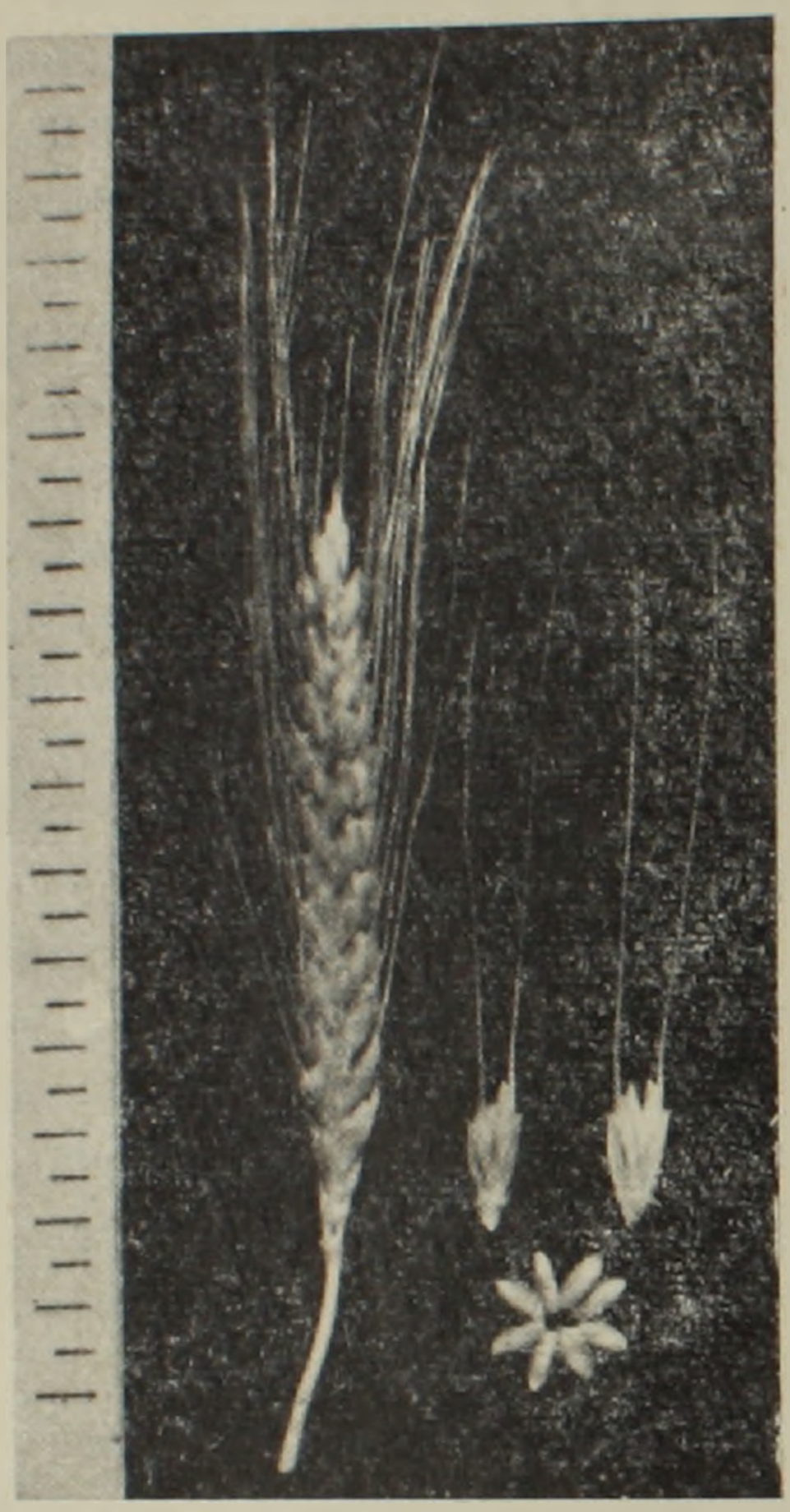

Рис. 1. Колос, колоски и зерновки вторичной полбы (T. dicoccum).

Полученные нами полбовидные формы напоминают выделенный Дорофеевым и Лаптевым [10] новый подвид, который именуется T. dicoccum subspecies azerbajdzhanicum, Dorof. et Lapt. Авторы нового подвида полбы пишут: «Возможно, она возникла путем межвидовой гибридизации между твердой пшеницей и полбой, произрастающих совместно в горных районах Закавказья» [10, стр. 30]. Не оспаривая возможности появления новых форм полбы путем гибридизации между полбой и твердой пшеницей, мы думаем, что подвид полбы, описанный как новый, и другие промежуточные формы, обнаруженные Мустафаевым [14], Дорофеевым [9], возможно, имеют вторичное происхождение, потому что для образования пшеницы типа двузернянки необязательно, чтобы в скрещиваниях участвовала T. dicoccum. Это относится и к происхождению T. dicoccum var. turgidiforme Must. [14, стр. 21], хотя не исключается, что данная разновидность произошла вследствие гибридизации между T. turgidum и T. dicoccum.

Тип T. dicoccum в наших экспериментах «выщепился» и из T. ispaghanicum, полученного нами в 1966 г. из ВИРа (К-43064). Кроме T. dicoccum, из этого материала нами выделена форма, похожая на

T. polonicum L. [5]. Этот факт может служить одним из доказательств близкородственной связи между T. dicoccum, T. ispaghanicum и T. polonicum L.

Образование разных форм «персикоидных» пшениц и вторичный T. carthlicum Nevski. «Персикоидное» строение колоса (когда ости образуются не только на цветковых, но и на колосковых чешуях, как у T. carthlicum Nevski) наблюдается как у тетраплоидных, так и гексаплоидных, голозерных пшениц. Формы с удлиненным зубцом на колосковых чешуях (т. е. aristiforme Vav.) выделены еще в 1931 г. Вавиловым, Якубцинером и др. [1] в составе абиссинских твердых пшениц, притом во всех секциях: elongata Vav., densa Vav. и compacta Vav.

Якубцинер в 1932 г. в составе сирийско-палестинских твердых пшениц (в подгруппе endemica Jakubz.) также выделил формы, «у которых зубец колосковой чешуи приближается к ости» [19, стр. 52].

В наших экспериментах получены многочисленные формы тетраплоидных «персикоидных» пшениц с разным строением колосьев, даже типа T. militinae Zhuk. et Migusch. [11]. Из них выделены формы, которые описываются как ботанически новые разновидности, относящиеся к T. carthlicum Nevski (рис. 2).

Вопрос о происхождении этой интересной пшеницы более подробно освещен нами в специальной статье [6].

Проявление фактора T («Tetraristatus» — четырехостый) вызывает образование «персикоидных» пшениц и на гексаплоидном уровне (2n=42). Вавилов [2] отмечает, что в предгорных и горных районах Закавказья «...выработалась своеобразная группа мягких пшениц, которая по комплексу вегетативных и колосовых признаков напоминает T. persicum настолько, что даже опытный глаз трудно различает виды. Эти мягкие пшеницы мы называем подгруппой persicoides Vav. за их сходство по комплексу признаков с T. persicum» [2, стр. 82].

В пределах мягкой пшеницы «персикоидные» формы встречаются (или образуются) не только в яровой горно-кавказской группе (prol. estivo-montano-caucasicum Vv). Поэтому все четырехостые формы T. aestivum — и озимые, и яровые, а также из разных экологических групп — мы выделяем исходя из фактора T в особую группу (не экологическую, а морфологическую) разновидностей — convarietas tetraristatum m. в пределах мягкой пшеницы [5]. Эту морфологическую группу можно подразделить на подгруппы исходя из физиологического (озимые, яровые) и эколого-географического принципов. Например, имея в виду, что T. carthlicum (T. persicum) — раса яровая, все яровые мягкие пшеницы с генетическим фактором T относятся к subprol. persicoides Vav.

Образование пленчатых гексаплоидных форм (2n=42). Вторичное образование гексаплоидных пленчатых или спельтоидных форм пшеницы путем гибридизации и мутаций наблюдалось многими исследователями.

а) Образование T. spelta.

С 1964 г. до сих пор наблюдается образование пшеницы спельты [4] из непленчатых тетраплоидных и гексаплоидных пшениц. В настоящее время выделены ее разные формы. Имеются новые разновидности T. spelta. Особо интересна форма без лопатчатого строения колосковых чешуй (рис. 3). Она имеет крупные, белые зерновки, иногда с полулун-

Рис. 2. Новая, белозерная разновидность карталинской (персидской) пшеницы (T. carthlicum Nevski var. nargurual Gandil.).

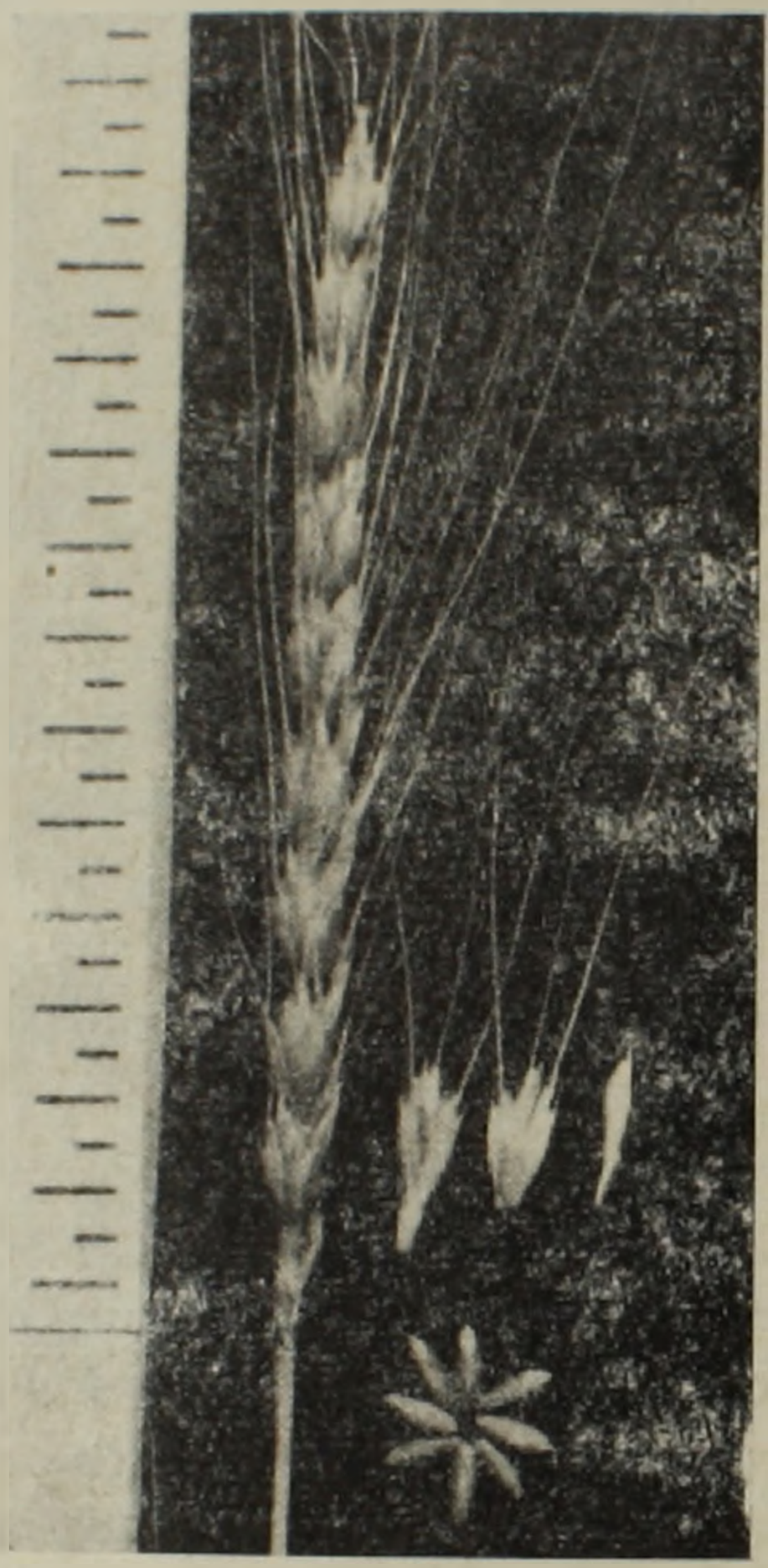

Рис. 3. Форма новой спельты без лопатчатого строения колосковых чешуй.

ным углублением (фалькатазерность). Количество сырого протеина в зерновках составляет 16—18%. По нашей просьбе Г. К. Яриным в лаборатории технологической оценки с. х. культур ВИРа (г. Пушкино) проводились анализы зерновок этой формы, получивших оценку выше средней.

Причины возникновения вторичной спельты нами изложены в других работах [4, 5]. Здесь заметим, что Куккук [20], обобщая цитогенетические данные, заключает, что ген Q находится в длинном плече хромосомы IX. Потерей этого гена (т. е. гена голозерности) происходит погашение действия, тормозящего проявление признаков спельтоида. Ген B тормозит признак остистости и лежит в отдалении от гена Q. Если потеря охватила очень большой хромосомный сегмент в локусе этого гена, то образуется остистый спельтоид.

Данное толкование Куккука правдоподобно. В наших экспериментах в большинстве случаев появились безостые спельтоиды и реже остистые.

б) Формы похожие на T. macha Dek. et Men.

Получены своеобразные спельтоидные формы. Они плотные (Д=30—40), боковая сторона шире лицевой (черепчатой). Колосковые чешуи лопатчатого строения, они короткие, составляют почти половину цветковых чешуй. Эти формы морфологически похожи на T. macha Dek. et Men. (рис. 4), поэтому мы их выделяем в новую конвариацию — «маховидную» (convar. machoides m.), хотя натуральная пшеница «Маха» в их образовании не участвовала.

Рис. 4. Новая конвариация азиатской спельты (T. spelta subsp. Kuckuckianum Goekg. convar. machoides Gandil.).

Горгидзе [8, стр. 40] отмечает, что «воспроизведенный вид быть может и не представляет полностью идентичную с природной форму, поскольку эта последняя, кроме происхождения, несет на себе печать продолжительного эволюционного пути развития и отбора». Поэтому, возможно, в дальнейшем направленным отбором получатся формы, более близкие к настоящей пшенице «Маха». В этом случае мы можем констатировать факт происхождения вторичной T. macha Dek. et Men.

Обмолот наших «маховидных» форм, по сравнению с остальными пленчатыми видами, легкий, что обусловлено двумя причинами. Во-первых, плотностью колоса. «Гены, укорачивающие междоузлия колосового стержня, вероятно, почти всегда оказывают влияние и на крепость колосового стержня» [12, стр. 15]. Это высказывание Мак-Кея на нашем примере полностью подтверждается. Во-вторых, слишком короткие ко-

лосковые чешуи при обмолоте не способны крепко удержать в себе цветки и зерновки.

в) Новая конвариация и новые разновидности T. vavilovii Jakubz. Мы проследили образование «вавиловидности» пшеницы после отдаленной гибридизации и мутации. Оригинальный T. vavilovii в скрещиваниях не участвовал. А между тем получен ряд интересных форм, которые от оригинального T. vavilovii отличаются тем, что ветви образуются и внутри колоска, и исходят от основания колоска, образуя вторичные ветви. Эти формы нами выделены в особую конвариацию — conv. speltoramosum Gandil.

Интересно, что до сих пор были известны только белозерные разновидности у пшеницы Вавилова. Теперь уже в наших экспериментах выявились краснозерные.

По сравнению с оригинальной T. vavilovii наши мутанты, конечно, являются вторичными образованиями. Однако до сих пор не выяснено, существовал ли T. vavilovii в далеком прошлом, имело ли место первичное происхождение этой пшеницы, когда возникли виды гексаплоидного ряда.

В заключение хочется отметить, что отмеченные вторичные образования имеют не только теоретический интерес. Практическая ценность их заключается в возможности использования в селекции. Например, вторичные полбы по сравнению с «натуральной» более продуктивные, имеют крупные зерновки. Новые разновидности T. carthlica также отличаются крупнозерностью с высоким содержанием белка и др.

Дальнейшим изучением выявятся новые качества этих вторичных образований.

Армянский сельскохозяйственный институт,
кафедра ботаники

Поступило 20.II 1973 г.

Պ. Ա. ՂԱՆԴԻԼՅԱՆ

ՓՈՐՁՆԱԿԱՆ ՏՎՅԱԼՆԵՐ TRITICUM ՑԵՂԻ ՄԻ ՔԱՆԻ ՏԵՍԱԿՆԵՐԻ ԵՐԿՐՈՐԴԱՅԻՆ ԾԱԳՄԱՆ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ո ւ մ

Ցորենի բնական տրամախաչման և մուտացիաների հետևանքով առաջացած էնագոյացման պրոցեսները ուսումնասիրելիս ի հայտ եկան գիտության համար հայտնի ցորենի մի քանի տեսակների երկրորդային ծագման փաստեր։ Հաճախ այդ նորագոյացումներն ունենում են ատավիստական բնույթ, քանի որ էվոլյուցիոն տեսակետից կատարելագործված ու առաջ անցած տեսակներից գոյանում են ավելի ետ մնացածներ։ T. duruu Desf. (2n=28) *և* T. aestivum L. (2n=42)-*ի բնական տրամախաչումից և հետագա մուտացիաներից ի հայտ են եկել հետևյալ տեսակների կամ նրանց տիպերի երկրորդային ծագումը՝* T. dicoccum Schubl., T. carthlicum Nevski, T. spelta L., T. vavilovii

Նման փաստերը ցորենի ցեղի էվոլուցիոն կատարելագործումը հասկանալու և նրա առանձին տեսակների ծագումը պարզաբանելու համար կարևոր նյութեր են։

ЛИТЕРАТУРА

1. *Вавилов Н. И.* и др. Пшеницы Абиссинии, Л., 1931.
2. *Вавилов Н. И.* Мировые ресурсы хлебных злаков. Пшеница. М.—Л., 1964.
3. *Вавилов Н. Н.* и *Якушкина О. В.* Тр. по прикл. бот. и селекц., 15, 1, 1925.
4. *Гандилян П. А.* Сб. научн. тр. объед. научн. сессии Закавказск. с/х вузов. Ереван, 1967.
5. *Гандилян П. А.* Генетика, 8, 8, 1972.
6. *Гандилян П. А.* Биологический журнал Армении, 25, 10, 1972.
7. *Горгидзе А. Д.* Сообщ. АН Груз. ССР, 69, 2, 1973.
8. *Горгидзе А. Д.* Филогенетика инициальных видов культурной пшеницы и основные пути эволюции рода Triticum L. Автореф. докт. дисс., Тбилиси, 1973.
9. *Дорофеев В. Ф.* Вестник с/х науки, 3, 1968.
10. *Дорофеев В. Ф* и *Лаптев Ю. П.* Вестник с/х науки, 5, 1967.
11. *Жуковский П. М.* Культурные растения и их сородичи. Л., 1971.
12. *Мак-Кей Дж.* Сельскохозяйственная биология, 3, 1, 1968.
13. *Менабде В. Л.* Сообщ. АН Груз. ССР, 62, 2, 1971.
14. *Мустафаев И. Д.* Пшеницы Азербайджана и их значение в селекции и формообразовательном процессе. Доклад—обобщение докт. дисс., Л., 1964.
15. *Туманян М. Г.* ДАН СССР, новая серия, 16, 6, 1937.
16. *Туманян М. Г.* Тр. АрмФАНа СССР, сер. биол., 2, 1938.
17. *Туманян М. Г.* Тр. биол. ин-та АрмФАНа СССР, 1, 1939.
18. *Филатенко А. А.* Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 46, 1, 1971.
19. *Якубцинер М. М.* Пшеницы Сирии, Палестины и Трансиордании. Л., 1932
20. *Kuckuck H.* Z. f. Pflanzenzucht., 41, 1959.