

Э. А. ПЕТРОСЯН

О ЛОКУСЕ Ne_2 И ВЛИЯНИИ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СРЕДЫ НА ПРОЯВЛЕНИЕ НЕКРОЗА В ОНТОГЕНЕЗЕ ГИБРИДНЫХ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ

Изучалось влияние генетической среды на проявление некроза. В определенных случаях генетическая среда может заметно влиять на степень фенотипического проявления некроза.

С целью выяснения генотипа по некрозу анализировались 16 здоровых (из числа некротических) особей межвидовых гибридов. У одной особи получены данные, не соответствующие теоретически ожидаемым. На основании этого факта делается предположение о псевдоаллельном состоянии локуса Ne_2 .

Гибридный некроз пшеницы, по существу сводящийся к глубоким изменениям в хлоропластах, обусловлен комплементарными генами Ne_1 и Ne_2 .

На тройных гибридах типа (носитель $Ne_1 \times$ носитель Ne_1) \times Ne_2 , (носитель $Ne_2 \times$ носитель Ne_2) \times Ne_1 доказано, что эти локусы имеют серии различных аллелей. Отдельные аллели из группы Ne_1 и Ne_2 обладают сходным действием, носят ступенчатый характер и обозначены Ne_1^w , Ne_1^m , Ne_1^s и Ne_2^w , Ne_2^{wm} , Ne_2^m , Ne_2^{ms} , Ne_2^s , где w, m, s соответственно означают слабо, умеренно и сильнодействующие [9].

С целью изучения влияния генотипической* среды на проявление комплементации разных аллелей генов Ne_1 и Ne_2 нами были получены следующие типы тройных гибридов:

$$\begin{aligned} & \left(\frac{ne_1}{ne_1} \frac{ne_2}{ne_2} \times \frac{Ne_1^m}{Ne_1^m} \frac{ne_2}{ne_2} \right) \times \frac{ne_1}{ne_1} \frac{Ne_2^m}{Ne_2^m} \\ & \left(\frac{ne_1}{ne_1} \frac{ne_2}{ne_2} \times \frac{Ne_1^m}{Ne_1^m} \frac{ne_2}{ne_2} \right) \times \frac{ne_1}{ne_1} \frac{Ne_2^s}{Ne_2^s} \\ & \left(\frac{ne_1}{ne_1} \frac{ne_2}{ne_2} \times \frac{Ne_1^s}{Ne_1^s} \frac{ne_2}{ne_2} \right) \times \frac{ne_1}{ne_1} \frac{Ne_2^m}{Ne_2^m} \\ & \left(\frac{ne_1}{ne_1} \frac{ne_2}{ne_2} \times \frac{Ne_1^s}{Ne_1^s} \frac{ne_2}{ne_2} \right) \times \frac{ne_1}{ne_1} \frac{Ne_2^s}{Ne_2^s} \end{aligned}$$

Контролем для тройных гибридов служили простые гибриды, обеспечивающие тот же некротический генотип, который теоретически должен быть присущ 50% особей каждого тройного гибрида.

* Генетическая и генотипическая среда используются как равнозначные выражения.

Сложные гибриды со слабыми аллелями не включены в опыт, поскольку имеются данные о варьирующей экспрессивности некроза в разных агроклиматических условиях [2, 4, 11]. Это, в частности, приводит к неполной пенетрантности признака у слабонекротических гибридов, которая может затруднить правильный подсчет некротических и здоровых растений в F_1 тройных гибридов.

Все простые гибриды получены на проверенных и отобранных линиях сортов Мироновская-808 и Гострианум 0237 с рецессивными генами pe_1 и pe_2 . В качестве вторых родительских сортов с геном Ne_1 также использованы проверенные линии. На здоровых растениях простых гибридов с генотипом $Ne_1pe_1pe_2pe_2$ получены тройные гибриды с сортами-тестерами Ne_2 . В последнем случае использована смесь пыльцы сорта.

Анализ тройных гибридов (табл. 1) показывает, что во всех внутривидовых тройных комбинациях наблюдаемое соотношение некротических и здоровых растений находится в пределах вероятного.

Таблица 1

Соотношение некротических и здоровых особей в тройных внутривидовых (*T. aestivum*) гибридах (1973—1974 гг.)

Гибриды	Наблюдаемое количество		Ожидаемое число при 1:1	χ^2	P
	некротических	здоровых			
(Мироновская 808 × Егварди 4) × Торн	20	23	21,5	0,25	> 0,50
(Мироновская 808 × Егварди 4) × Степная 135	23	38	30,5	3,74	> 0,05
(Мироновская 808 × Эритролеукон 12) × Торн	39	50	44,5	1,26	> 0,20
(Мироновская 808 × Эритролеукон 12) × Степная 135	99	121	110,0	2,20	> 0,05
(Мироновская 808 × Новинка) × Торн	31	34	32,5	0,14	> 0,50
(Мироновская 808 × Прелюд) × Торн	35	43	39,0	0,82	> 0,50
(Мироновская 808 × Лютеценс 1163) × Торн	10	10	10,0	0,00	1,00
(Мироновская 808 × Лютеценс 1163) × Степная 135	13	22	17,5	2,30	> 0,05
(Мироновская 808 × Одесская 13) × Торн	20	22	21,0	0,08	> 0,80
(Одесская 13 × Мироновская 808) × Степная 135	37	35	36,0	0,05	> 0,80
(Гострианум 0237 × Новинка) × Степная 135	63	51	57,0	1,26	> 0,20
(Гострианум 0237 × Прелюд) × Степная 135	58	66	62,0	0,51	> 0,20

Фенологические наблюдения показали, что в одиннадцати случаях из двенадцати степень фенотипического проявления некроза у внутривидовых тройных и контрольных гибридов не отличается или отличается незначительно, но в одном случае—(Одесская 13 × Мироновская 808) × Степная в проявлении некроза был отмечен значительный сдвиг по сравнению с контролем (Одесская 13 × Степная 135). Фенокритическая фаза некротических особей тройного гибрида отмечалась в период 1—2 листьев (11.XI.1973 г.), а у особей контрольного гибрида—2—3 листьев (18.XI.1973 г.), т. е. на семь дней позже. Соответствующий сдвиг наблюдался в эффективной летальной фазе. Этот факт пока-

зывает, что в определенных случаях генетическая среда может заметно влиять на степень фенотипического проявления признака некроза.

Наблюдаемую разницу в сроках проявления некроза можно объяснить подавлением активности общего действия веществ (или вещества), приводящих к некротическому эффекту, или сдвигом во времени первичного действия (комплементации) генов.

Кроме внутривидовых, нами получены и межвидовые тройные гибриды (*T. aestivum*, *T. durum*) (табл. 2). В этой группе только гибрид Мироновская 808 × Арандани получен на линейном материале, обеспечивающем генотип Ne₁ne₁ne₂ne₂. Остальные три гибрида получены следующим образом: в простых некротических гибридах получены здоровые особи, вследствие гетерогенности родительских сортов по генам некроза. Для определения генотипа данной особи по генам некроза на каждом таком растении по 1—2 колоса были опылены пыльцой сортов-носителей Ne₁ и Ne₂. Изучены второе поколение каждого растения и F₁ тройных гибридов, полученных на них.

При наличии комплементации в тройных гибридах следует ожидать равное количество некротических и здоровых особей, а при отсутствии— все должны быть здоровыми. При анализе 16 здоровых особей межвидовых гибридов (табл. 2) 15 дали ожидаемую картину, т. е. в одном

Таблица 2

Соотношение некротических и здоровых особей в тройных, межвидовых (*T. aestivum*, *T. durum*) гибридах (1973—1974 гг.)

Гибриды*	Число материнских растений	Наблюдаемое число		Ожидаемое число некротических и здоровых при отношении 1:1	χ ₂	P
		некротических	здоровых			
(Мироновская 808 × Арандани) × Торн	6	34	24	29,0	1,72	>0,05
(Мироновская 808 × Арандани) × Степная 135	7	39	28	33,5	1,80	>0,05
(Арандани × Степная 135) × Степная 135	1	11	4	7,5	3,26	>0,05
(Гордеиформе 1426/7 × Степная 135) × Степная 135	1	9	8	8,5	0,06	>0,80
(ВИР—463 × Гордеиформе 1426/7) × Лютеценс 1163	1	19	0	8,5	19,00	<0,05
(ВИР—463 × Гордеиформе 1426/7 × Арандани	1	9	0	4,5	9,00	<0,05

* Гибриды со вторым тестером, где все особи F₁ тройных гибридов были здоровые, — не приводятся.

тройном гибриде все особи были здоровые, а в другом—наблюдалось расщепление. Только в одном случае полученные данные не соответствовали теоретически ожидаемым, т. е. вместо ожидаемого расщепления при гибридизации с одним из тестеров получились только некротические особи. Ниже изложены факты, касающиеся этого растения.

В посевах 1972—73 гг. у межвидового гибрида ВИР-463 × Горденформе 1426/7, наряду с 38 летальными особями, имелось одно фенотипически здоровое растение. Поскольку сорт ВИР-463 в наших экспериментах проявил гомозиготность по гену Ne_2^{wm} [3], было основание предполагать, что это растение имеет генотип $pe_1pe_1 Ne_2pe_2$. Поэтому с этим растением были получены гибриды с двумя тестерами Ne_1^s (Лютесценс 1163, Арандани) и одним тестером Ne_2^s (Степная 135). Полученные все 19 растений тройного гибрида (ВИР-463 × Горденформе 1426/7) × Лютесценс 1163 и 9 растений гибрида (ВИР-463 × Горденформе 1426/7) × Арандани проявили некроз.

Возможными причинами этого факта могут быть следующие: здоровая особь в F_1 простого гибрида является не межвидовым гибридом, а результатом партеогенеза или самоопыления; избирательное оплодотворение тех макрогамет, которые несут доминантный ген Ne_2 при получении тройного гибрида; гамета сорта Горденформе 1426/7, несущая рецессивный ген pe_1 , имеет нехватку хромосомы 2В или ее участка, где локализован ген pe_2 [1], и такая нехватка приводит к стерильности гамет, образовавшихся на здоровом гибридном растении; псевдоаллеальное состояние или сложность локуса pe_2 и возможность обмена, приводящего к действующему состоянию [11] или просто мутации данного участка [6] хромосомы 2В ($pe_2 \rightarrow Ne_2$) в гамете Горденформе 1426/7 с рецессивным геном pe_1 .

Первая возможность исключается, поскольку габитус этого растения и подсчет числа хромосом в корешках 7 проросших семян подтвердили межвидовой гибридный характер особи. Гибридный характер этого растения был доказан также расщеплением в F_2 .

Избирательное оплодотворение, по всей вероятности, могло бы в той или иной мере только сдвинуть соотношение некротических и здоровых особей, но не полностью исключить одно сочетание гамет. При сравнении соотношения некротических и здоровых особей у внутривидовых (табл. 1) гибридов отмечался сдвиг в сторону увеличения количества здоровых, а у межвидовых (табл. 2) — некротических. Но, как видно из данных таблиц, все сдвиги находятся в пределах вероятного, за исключением анализируемого случая.

Увеличение количества здоровых растений у внутривидовых тройных гибридов (табл. 1) можно объяснить гетерогенностью сортов-опылителей. Увеличение количества некротических особей у трех межвидовых гибридов (табл. 2) нельзя объяснить гетерогенностью сортов-опылителей, так как был использован проверенный линейный материал. Весьма вероятно, что здесь определенную роль играет избирательность.

В случае нехватки локуса pe_2 в гамете сорта Горденформе 1426/7 необходимо одновременно предполагать рецессивное состояние гена pe_1 и стерильность таких гамет. У особей Горденформе 1426/7 наличие аллеля pe_1 не исключается (неопубликованные данные). Однако сочетание стерильности гамет при нехватке хромосомы или локуса с рецессивным состоянием гена pe_1 маловероятно.

На наш взгляд, вероятнее, что в гомологичных хромосомах 2В (XIII) растения сорта Гордеиформе 1426/7 с генотипом $pe_1pe_1pe_2pe_2$ произошли обмены в локусе гена pe_2 , приводящие к доминантному (действующему) состоянию данного локуса в одной гамете.

При таком подходе предполагается псевдоаллельное состояние данного локуса.

Вероятность такого предположения увеличивается, если учесть, что псевдоаллелизм обнаруживается в той или иной мере внутри любой серии множественных аллелей дрозофилы [7, 8].

У тетра- и гексаплоидных пшениц к этому можно прибавить возможность обмена не только между гомологичными, но и гомеологичными хромосомами. В таком случае не исключается, что обмены между хромосомами 2А (II) и 2В (XIII) также могут привести к действующему состоянию локуса pe_2 у сорта Гордеиформе 1426/7. Такое допущение основано на том, что мультивалентные объединения обнаружены не только у межвидовых гибридов, но и у сортов пшеницы [1, 12].

Такое истолкование подкрепляется имеющимися фактами получения нового сорта с доминантным геном некроза методом отбора из сорта с рецессивным геном. К примеру, можно привести сорт Трифолнум (Ne_2^w), отобранный из сорта Вильгельмина, и Элизабет (Ne_2^{vm}) — из Гелдерс, рис. [10].

Не исключая в таких случаях возможности мутации, все же трудно представить встречу именно мутантных макро- и микрогамет у определенного количества особей—родоначальников нового сорта, или следует хотя бы полагать, что источником сорта являлось одно растение.

При наличии сообщений о мультивалентных ассоциациях хромосом [5] и о кроссинговере не только в гомологических, но и между гомеологическими хромосомами даже у сортов пшениц [13], на наш взгляд, вероятнее подобные случаи отнести к рекомбинациям в локусе Ne_2 .

Хермсен [9] в своей обзорной статье обсуждает генетические основы гибридного некроза пшеницы с точки зрения механизма множественных аллелей, приняв ограничение, что под множественными аллелями следует понимать различные аллели Ne -генов, или тесно сцепленные гены со сходным действием различных аллелей. Обнаруженная в экспериментах и изученная нами особь, на наш взгляд, подтверждает последнюю мысль Хермсена в отношении локуса Ne_2 .

НИИ земледелия МСХ АрмССР,
отдел генетики

Поступило 13.V 1975 г.

Հ. Հ. ՊԵՏՐՈՍՅԱՆ

ԳԵՆԵՏԻԿԱԿԱՆ ՄԻՋԱՎԱՅՐԻ ԱԶԴԵՑՈՒԹՅՈՒՆԸ Ne_2 ԼՈԿՈՒՄԻ
ԵՎ ՆԵԿՐՈՋԻ ԳՐԱՆՎՈՐՄԱՆ ՎՐԱ ՑՈՐԵՆԻ ՀԻՐՐԻԴԱՅԻՆ
ԲՈՒՅՍԵՐԻ ՕՆԹՈԳԵՆԵՆԵՋՈՒՄ

Ա. մ. փ. ո. փ. ո. լ. մ.

Ne_1 և Ne_2 գեների տարբեր ալելների կոմպլեմենտացիայի դրսևորման վրա գենետիկական միջավայրի ազդեցությունն ուսումնասիրվել է պարզ և

եռակի հիբրիդների նույն գենոտիպով (ըստ նեկրոզի գեների) անհատները համեմատելու միջոցով:

Պարզվել է, որ ներտեսակային (*T. aestivum*) պարզ և եռակի հիբրիդների մեծ մասը նեկրոզը զրսևորում է միանման: Սակայն միայն մի դեպքում նշանակալի տեղաշարժ է դիտվել ֆենոկրիտիկ փուլում: Սա ցույց է տալիս, որ որոշակի դեպքերում գենետիկական միջավայրը կարող է նկատելիորեն ազդել նեկրոզի աստիճանի ֆենոտիպային զրսևորման վրա:

Փենոտիպը պարզելու նպատակով միջտեսակային (*T. aestivum*, *T. durum*) 16 հիբրիդային առողջ անհատներ եռակի հիբրիդացման մեթոդով անալիզի ենթարկելիս 15-ր տվել են տեսականորեն սպասվող արդյունքները, իսկ մեկը՝ շեղվող: Այդ շեղումը բացատրող հնարավոր պատճառներից ամենահավանականը համարում ենք ներգենային փոխանակումը, ընդունելով, որ Ne_2 գենը պսևդոալելային վիճակում է:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Пшеница и ее улучшение. М., 1970.
2. Սետրոսյան Յ. Ա. Եր. ԱրմՈՒՈՅ, սերյա Սշենիցա, 2, 1973.
3. Սետրոսյան Յ. Ա. Եր. ԱրմՈՒՈՅ, սերյա Սշենիցա, 1, 1976.
4. Տարկիսյան Ն. Տ., Սետրոսյան Յ. Ա., Սետրոսյան Ա. Տ. Եր. ԱրմՈՒՈՅ, սերյա Սշենիցա, Լ., 1973.
5. Цитогенетика пшеницы и ее гибридов. М., 1971.
6. Гольдшмидт Р. 1951 по Ригер Р., Михаэлис А. Генетический и цитогенетический словарь, М., 1967.
7. Carlson E. A. Genetics, 44, 347, 1957.
8. Green M. M. Genetics, 46, 1170, 1960.
9. Hermsen J. G. Th. Genetica, 33, 4, 1963.
10. Hersmen J. G. Th. Euphetica, 12, 1, Netherlands, 1963.
11. Lewis E. B. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol., 16, 159, 1951.
12. Mac Key J. Hereditas, 40, 1—2, 1954.