



Биол. журн. Армении, 2 (64), 2012

ГЕНЫ ГИБРИДНОЙ ДЕПРЕССИВНОСТИ У ЭНДЕМИЧНЫХ И СЕЛЕКЦИОННЫХ СОРТОВ ПШЕНИЦ АРМЕНИИ

Р.Р. САДОЯН

Научный центр земледелия,
ruzannasad@mail.ru

Виды и сорта пшениц, произрастающих на территории Армении, отличаются высокой концентрацией генов гибридной депрессивности различных типов. Выявлены особенности их видовой, биотипической и географической локализации. Гены гибридной депрессивности обнаружены у всех изученных армянских видов пшениц, за исключением дикорастущего вида *Triticum araraticum*.

Армения – пшеница – ген – аллель – гибридная депрессивность – комплементация

Հայաստանի տարածքում աճող ցորենների տեսակները և սորտերը աչքի են ընկնում հիբրիդային ճնշվածության տարբեր տեսակի գեների բարձր պարունակությամբ: Բացահայտվել են այդ գեների աշխարհագրական, կենսաձևային և տեսակային տեղակայման առանձնահատկությունները: Հիբրիդային ճնշվածության գեները հայտնաբերվել են հայկական ցորենների ուսումնասիրված բոլոր տեսակների մոտ բացառությամբ *Triticum araraticum* վայրի տեսակի:

Հայաստան – ցորեն – ալել – հիբրիդային ճնշվածություն – կոմպլեմենտացիա

Species and varieties of wheat grown in the territory of Armenia are characterized by high concentration of genes of different types of hybrid depression. Features of their specific, biotypical and geographical localization are revealed. Genes of hybrid depression are found in all studied Armenian species of wheat, except of wild-growing *Triticum araraticum*.

Armenia – wheat – gene – allele – hybrid depression – complementation

Стародавние сорта пшениц, произрастающих на территории Армении, хорошо приспособлены к ее сложным и разнообразным почвенно-климатическим условиям. Они являются естественными донорами таких важных хозяйственно-ценных признаков, как невосприимчивость к болезням, высокобелковость, засухоустойчивость, и представляют ценный исходный материал для селекции.

До первой половины XX века основным методом селекции пшеницы являлся отбор из местных популяционных сортов. Этим методом были выделены и районированы сорта Армянка, Арташати 42, Лениакани 3, Норкондик и другие.

В селекции пшениц особенно продуктивны гибриды, полученные методом отдаленной эколого-географической гибридизации с использованием местных сортов, более устойчивых к различным неблагоприятным факторам. В дальнейшем по этому принципу были получены многочисленные высокоурожайные сорта. Однако

выяснилось, что многие из нихотяжены различными генами гибридной депрессивности, наличие которых при отдаленной, межвидовой и межродовой гибридизации приводит к неизбежному появлению депрессивных гибридов различных типов. Проблему гибридной депрессивности в конце XIX века выдвигали селекционеры в связи с частым появлением в селекционных посевах летальных или депрессивных гибридных растений различных типов. Установлено, что это явление контролируется разными генетическими системами, имеющими комплементарный характер [4, 5, 15, 16]. При этом степень депрессии обуславливается множественностью аллелей генов депрессивности, взаимодействие которых может привести к глубоким изменениям гибридных организмов [1, 9, 10, 11]. Гены гибридной депрессивности, широко распространенные почти у всех современных видов пшеницы, обнаружены также у диплоидных видов и *Aegilops* [8, 9]. С этой точки зрения особый интерес представляет дикорастущий вид *T.araraticum* (AbG), у которого доминантные гены гибридной депрессивности всех четырех типов не обнаружены. Это обстоятельство повышает перспективность использования вида *T.araraticum* в селекционных программах [10, 12].

Эволюционное расселение пшениц от центров происхождения по всем континентам, зарождение доминантных комплементарных мутаций, приводящих к гибридной депрессии, и их дивергенция привели к концентрации этих мутаций по видам, образу жизни и эколого-географическим зонам. Их исследование становится особо актуальным при использовании в селекции методов отдаленной эколого-географической, межвидовой и межродовой гибридизации.

В связи с этим изучалась коллекция армянских популяционных и селекционных сортов пшениц по различным типам гибридной депрессивности (гибридный некроз, гибридный красный и белокрапчатый хлорозы, гибридная карликовость).

Материал и методика. Коллекция местных сортов пшениц получена из Научного центра земледелия и защиты растений РА. Гибриды F₁ получены методом искусственного опыления. Для выявления генов гибридной депрессивности каждого типа были использованы соответствующие сильные тестеры. Уровень депрессии определяли по срокам наступления фенекритической фазы, а также летальной эффективной.

Результаты и обсуждение. Изучением местных сортов пшениц по различным генам гибридной депрессивности выявлены особенности их видовой, биотической и географической локализации. Результаты наших исследований и обобщенные литературные данные о распространенности генов гибридной депрессивности в армянских пшеницах представлены в табл. 1.

Выяснилось, что армянские пшеницыотяжены различными генами гибридной депрессивности (65,1%). Местные популяционные сорта мягкой пшеницы и селекционные раннего периода, которые в основном получены методом индивидуального отбора из армянских популяционных сортов, являются преимущественно носителями гена Ne₁ гибридного некроза. Другим видам, произрастающим в Армении (*T.compactum*, *T.vavilovii*, *T.dicoccum*, *T.durum*, *T.persicum*), также свойственно присутствие гена Ne₁. Ген Ne₂ встречается значительно реже и только у селекционных сортов вида *T.aestivum*, полученных методом гибридизации с использованием интродуцированных сортов, часть которых является носителем доминантного гена Ne₂. У 40,3% изученных образцов доминантные гены гибридного некроза отсутствуют.

Известно, что существует связь между образом жизни и распределением генов гибридного некроза. Яровые сорта в основном являются носителями гена Ne₁, а ген Ne₂ характерен для озимых сортов [8,13].

Таблица 1. Гены гибридной депрессивности в пшеницах Армении

ВИД	Количество изученных образцов														ВСЕГО	Факторные	Бесфакторные
	Гибридный некроз			Гибридная карликовость					Хлорозы								
									белокрапчатый		красный						
	Ne ₁ ne ₂	Ne ₂ ne ₁	ne ₁ ne ₂	D ₁ d ₂ d ₃	D ₁ d ₂ D ₃	d ₁ D ₂ d ₃	d ₁ D ₂ D ₃	d ₁ d ₂ d ₃	Ch _{1w5} ch _{2w5} ch _{3w5}	ch _{1w5} Ch _{2w5} ch _{3w5}	ch _{1w5} ch _{2w5} ch _{3w5}	Ch _{1r} ch _{2r}	Ch _{2r} ch _{1r}	ch _{1r} ch _{2r}			
ГЕКСАПЛОИДЫ																	
T.aestivum	66	7	47	4	-	7	1	7	-	3	4	-	119	1			
T.compactum	3			1	-	1	1		-		11	-	3				
T.spelta					-				-		4	-					
T.vavilovii	1				-				-		2	-	1				
%	56,5	5,6	37,9	22,7	-	36,4	9,1	31,8	-	12,5	87,5	-	99,2	0,8			
ТЕТРАПЛОИДЫ																	
T.araraticum			7					7	-		7			7			
T.dicoccum	1	-	3	-	-			1	-		1			1			
T.durum	4	-		-	-		1		-		2						
T.persicum	4	-	1	-	-	2		3	-		4			4			
%	45,0	-	55,0	-	-	14,3	7,1	78,6	-		100			100			
ДИПЛОИДЫ																	
T.urartu												1					
Всего по генам	79	7	58	5	-	10	3	18	-	3	35	1	123	13	355	231	124
%	54,8	4,9	40,3	13,9	-	27,8	8,3	50	-	7,9	92,1	0,7	89,8	9,5		65,1	34,9

От общей закономерности локализации генов некроза в связи с образом жизни исключение составляют армянские озимые пшеницы, в подавляющем большинстве обладающие геном Ne₁. Они характеризуются также накоплением слабых (w) и умеренных (m) аллелей генов некроза.

Изучение генов гибридного красного хлороза (Ch_{1r} , Ch_{2r}) у пшениц Армении показало, что в отличие от индийских, сирийских и палестинских тетраплоидных пшениц, несущих ген Ch_{1r} (2А хромосома), местные тетраплоиды (*T.araraticum*, *T.dicoccum*, *T.durum*, *T.persicum*) не обладают этим геном. Источником гена Ch_{1r} в Армении является только *T.urartu* (2п-14), предок которого считается вероятным донором первого генома (геном А) современных культурных тетраплоидных и гексаплоидных пшениц [2, 5, 6, 13, 17].

Исследователями ботанической экспедиции университета Киото (Япония) в Армении было собрано и изучено 84 образца местных пшениц вида *T.aestivum* по генам гибридного некроза и красного хлороза. Согласно данным японских ученых, из изученных по некрозу 74 образцов 60,8% являются носителями гена Ne₁, а из изученных 84 образцов 98,8% оказались носителями доминантного гена Ch₂. В изученной коллекции пшениц гены Ne₂ и Ch₁ ими не обнаружены [16].

Гибридный белокрапчатый хлороз, обнаруженный в Армении, является наиболее слабым типом гибридной депрессии. Он детерминируется тремя доминантными генами, из которых сочетание $Ch_{1ws}-Ch_{3ws}$ пока выявлено только у одного китайского сорта вида *T.aestivum* (v. *gracum*). Комплементарный к гену $Ch_{1ws}-Ch_{3ws}$ ген Ch_{2ws} обнаружен у образцов видов *T.aestivum*, *T.macha*, *T.durum* и *T.turgidum* [2, 4].

В Армении среди гексаплоидных пшениц носителем гена Ch_{2ws} является вид *T.aestivum* – 12,5%. У других изученных гексаплоидных (*T.compactum*, *T.spelta*, *T.vavilo vii*)

и тетраплоидных (*T.araraticum*, *T.dicoccum*, *T.durum*, *T.persicum*) видов пшениц этот ген пока не выявлен. Исследованиями подтвержден факт видовой лимитированности гена Ch_{2ws} в роде *Triticum*. У армянских пшениц бесфакторные сорта по белокрапчатому хлорозу составляют 92,1% [2, 10].

В отличие от других типов гибридной депрессии, которые характеризуются дегенерацией хлорофилльного аппарата и нарушением подвижного баланса, при гибридной карликовости наблюдается интенсивный синтез и большое накопление неактивных молекул хлорофилла, что не обеспечивает нормального хода онтогенеза [9]. Это явление детерминировано генами D_1 , D_2 , D_3 . Изучение местных образцов пшениц показало, что сочетание генов D_1 - D_3 и ген D_3 в Армении не выявлены, а ген D_1 встречается у 22,7% изученных образцов гексаплоидных пшениц (*T.aestivum*, *T.compactum*); ген D_2 встречается чаще, как в популяционных, так и в селекционных сортах различных видов. Сочетание генов D_2 - D_3 обнаружено у видов *T.aestivum*, *T.compactum* и *T.durum*. Сорта, свободные от доминантных генов гибридной карликовости, составляют 50% (табл. 1).

На основе проведенных исследований, можно утверждать, что в пшеницах Армении некоторые доминантные гены гибридной депрессивности отсутствуют (D_1 - D_3 , D_3 , Ch_{1ws} - Ch_{3ws}), а редкий ген гибридного красного хлороза Ch_{1r} представлен на диплоидном уровне (*T.urartu*). На тетраплоидном и гексаплоидном уровнях этот ген в пшеницах Армении не обнаружен. В армянских гексаплоидных пшеницах, как и в пшеницах других регионов мира, частота встречаемости гена Ch_{2r} высокая (99%).

Озимые гексаплоидные сорта, произрастающие на территории Армении, характеризуются наличием гена Ne_1 (56,5%) гибридного некроза со слабыми и умеренными аллелями. Ген Ne_2 встречается меньше (5,6%) и только у селекционных сортов гибридного происхождения. Из генов гибридной карликовости в местных пшеницах наиболее распространен ген D_2 (27,8%), а Ch_{2ws} белокрапчатого хлороза имеет небольшое распространение (7,9%) и обнаружен пока только у вида *T.aestivum*. Местные образцы дикорастущего вида *T.araraticum* свободны от доминантных генов гибридной депрессивности всех типов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бабаджанян Г.А. Вопросы генетики гибридного некроза. Биолог. журн. Армении, XXIII, 2, 69-78, 1970.
2. Бекназарян Л.Г. Летальные гены у пшеницы. Распространенность. Селекционное значение проблемы, генетическое значение изучения летальных генов у пшеницы. Тр. Арм. НИИЗ, сер. Пшеница, 3, 34-61, 1975.
3. Гандилян П.А., Шакарян Ж.О., Назарова Э.А. Цитогенетические исследования гибрида *Aegilops tauschii* coss. x *Triticum urartu* Thum ex Gandil. Генетика, XXIV, 3, 494-504, 1988.
4. Дарбинян Н.О. Наследование хлороза у внутривидовых гибридов мягкой пшеницы (анализ второго и третьего поколений). Генетика, X, 12, 10-18, 1974.
5. Декапрелевич Л.Л. О получении нежизнеспособных и полужизнеспособных комбинаций при скрещивании пшеницы: Тр. Всесоюзного съезда по генет. селекции, семеновод. и племенному животноводству. Л., II, 221-227, 1929.
6. Дорофеев В.Ф., Мигушова Э.Ф. Система рода *Triticum* L. Вестник с.х науки. 2, 18-26, 1979.
7. Конарев А.В., Гаврилюк И.П., Мигушова Э.Ф. Дифференциация диплоидных пшениц по данным иммунохимического анализа глиаина. Докл. ВАСХНИЛ, 6, 12, 1974.
8. Пухальский В.А. Локализация генов гибридного некроза в сортах пшеницы СССР в зависимости от образа жизни. Доклады ТСХА, вып. 209, 75-79, 1975.
9. Пухальский В.А., Мартынов С.П., Добротворская Т.В. Гены гибридного некроза пшениц. Теория вопроса и каталог носителей летальных генов. М., 316 с., 2002.

10. Садоян Р.Р. Гибридная депрессивность пшеницы (История вопроса и каталог сортов по генам депрессивности различных типов). Ереван, изд-во „Юнипринт“, 196, 2008.
11. Садоян Р.Р., Минасбекян Л.А. Цитологические и биохимические изменения сортов мягкой пшеницы Армении под влиянием γ облучения. Известия аграрной науки, 8, 2, 32-36, 2010.
12. Садоян Р.Р. Гибридная летальность у тетраплоидных видов пшеницы. Вопросы идентификации, охраны и использования растительных генетических ресурсов. Сб. науч. трудов СХА, МСХ Армении, Ереван, 123-135, 2000.
13. Саркисян Н.С., Мкртчян А.А., Бабаджанян Г.А. Образ жизни и локализация генов некроза у пшеницы *T.aestivum*. Биолог. журн. Армении, XXIV, 4, 19-24, 1971.
14. Chapman V., Miller T.E., Riley R. Equivalence of the A genome of bread wheat and that of *Triticum urartu*. Genet. Res. 27, 1, p. 69, 1976.
15. Hermesen J.G. Hybrid dwarfness in wheat. Euphytica, 16, 1, 134-162, 1967.
16. Sachs L. The occurrence of hybrid semilethals and cytology of *Triticum macha* and *Triticum vavilovii*. Jour. of agric. Sci., 43, 2, 204-213, 1953.
17. Tsunewaki K., Nakai K. Necrosis genes in common wheat varieties from the USSR and the East Mediterranean Region. Wheat. Inform. serv., Jap., Kyoto Univ., 39, 19-30, 1974.
18. Yaaska V. Electronic survey of seedling esterases in wheats in relation to their phylogeny. Theor. Appl. Genet. 56, p.237, 1980.

Поступила 03.10.2011