

ГОРДЕЙ И.А., ЛЮСИКОВ О.М., БЕЛЬКО Н.Б.

Институт генетики и цитологии НАН Беларуси,

Беларусь, 220072, Минск, ул. Академическая, 27, e-mail: I.Gordej@igc.bas-net.by

**ГЕНЕТИЧЕСКОЕ ОБОСНОВАНИЕ СИСТЕМЫ РОДА
ТРИТИКАЛЕ (×*TRITICOSECALE* WITTMACK)**

Разработка классификации синтетических гибридогенных амфиплоидных видов, полученных экспериментально объединением дивергированных геномов, имеет особое значение и требует тщательного анализа. Каждый новый синтетический вид должен иметь название и место в системе рода.

Амфиплоидный род тритикале (×*Triticosecale* Wittmack = *Triticum* L. × *Secale* L.) относится к подтрибе пшеницевых (*Triticinae* Benth.) трибы *Triticeae* (*Hordeae*) семейства злаков (*Poaceae* Barnh., или *Gramineae* Juss.) порядка однодольных трав (*Poales* Small). Он включает синтетические виды фертильных реципрокных межродовых гибридов между представителями родов пшеницы (*Triticum* L.) и ржи (*Secale* L.), различающиеся плоидностью, происхождением и хромосомным составом геномов.

Реальность рода ×Тритикале (×*Triticosecale* Wittmack) не вызывает сомнений. Виды тритикале репродуктивно изолированы от исходных видов пшеницы и ржи и отличаются от них происхождением, кариотипически, по совокупности морфогенетических признаков, селекционной проработкой и ареалом распространения. За последние 40 лет интенсивной селекции создан обширный исходный материал и новые высокоурожайные сорта озимых и яровых тритикале. По данным ETDB (The European Triticale Database) объем мировой коллекции тритикале вырос с 5203 образцов из 9 генетических банков в 1999 г. до 11 721 образца из 23 генбанков 18 стран в 2006 г.: 2056 образцов зарегистрированы в SIMMYT (Мехико), 7788 образцов происходят из Европы, включая коллекцию из 3876 образцов ВИР (VIR) [1].

Тетраплоидные тритикале (*Triticosecale tetraploidii* (*lebedevii*) Kurk., AARR, BBRR, DDDR, A/B/DRR, $2n=4x=28$) включают в состав ядра диплоидный RR-геном ржи и диплоидный или рекомбинантный набор хромосом A-, B- и D-геномов пшеницы. Составляют около 3,2% генофонда тритикале. В коллекции ВИР представлены 124 образцами. Растения по морфологическим признакам занимают промежуточное положение между пшеницей и рожью. Признаки ржи выражены сильнее, чем у гексаплоидных и октоплоидных тритикале. Тетраплоидные тритикале — озимые, редко яровые, самоопылители, склонные к перекрестному опылению. Используются для реконструкции генома тритикале.

Гексаплоидные тритикале (*Triticosecale hexaploidii* (*derzhavinii*) Kurk. Et Filat., T/AABBRR, S/RRAABB, $2n=6x=42$) включают в состав ядра диплоидные наборы хромосом A-, B-геномов и R-генома ржи. Составляют более 90% генофонда тритикале. В коллекции ВИР представлены 3492 образцами.

По морфобиологическим признакам они занимают промежуточное положение между пшеницей и культурной рожью. Тритикале морфологически ближе к пшенице, а у секалотритикум более выражены признаки ржи. Образ жизни — озимые и двуручки, самоопылители со слабой склонностью к перекресту. Имеют оптимальный уровень пloidности, наиболее продуктивны и широко используются в производстве.

Октоплоидные тритикале (*Triticosecale rimpaui* Wittm., AABBDDRR, $2n=8x=56$) включают в состав ядра диплоидные наборы хромосом А-, В-, D-геномов пшеницы и R-генома ржи. Составляют около 6,7% генофонда тритикале. В коллекции ВИР представлены 260 образцами. Октоплоидные тритикале по морфологическим признакам ближе к гексаплоидной пшенице. Образ жизни — озимый, реже яровой, самоопылители со слабой склонностью к перекрестному опылению. Цитологически недостаточно стабильны, используются для реконструкции генома тритикале [2].

Селекционно-генетический анализ генофонда тритикале показал, что у них недостаточно реализован генетический потенциал ржи. Для решения проблемы недостаточной экспрессии ржаного компонента полигенома с целью повышения адаптивного потенциала и устойчивости к болезням, увеличения генотипической изменчивости, расширения генофонда и ареала распространения тритикале предлагается синтез ржано-пшеничных амфидиплоидов с цитоплазмой ржаного типа — секалотритикум [3, 4].

В ИГиЦ НАН Беларуси разработан эффективный способ получения секалотритикум на основе гибридизации тетраплоидной ржи (RRRR, $2n=4x=28$) с гексаплоидными тритикале (AABBRR, $2n=6x=42$) и однодвукратного беккроссирования полученных ржано-тритикальных гибридов F_1 (RRABR, $5x=35$) на тритикале (рис. 1). Создан генофонд стабильных гексаплоидных секалотритикум (RRAABB, $2n=42$), включающий более 50 образцов.

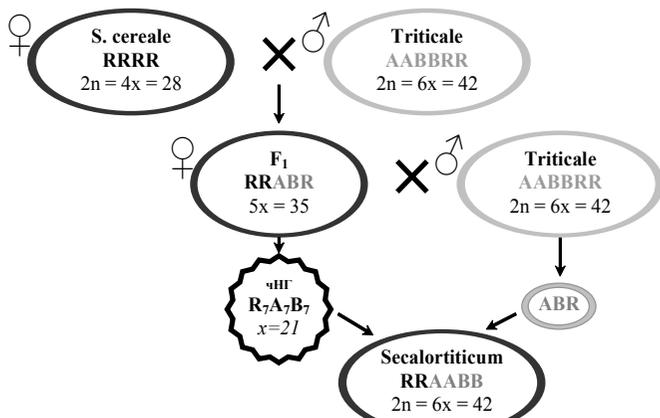


Рис. 1. Метод синтеза секалотритикум

На основе результатов молекулярно-цитогенетических исследований формирования и стабилизации генома секалотритикум предложена система взаимосвязанных генетических факторов коадаптивных процессов формирования, реорганизации и стабилизации гибридного полигенома секалотритикум (рис. 2), включая экспериментально обоснованные механизмы формирования разнокачественных гамет с различным хромосомным составом у межродовых ржано-тритикальных гибридов F_1 , основанные на особенностях взаимодействия специфических генетических систем контроля мейоза исходных видов (*Ph*, *Sy*, *Edu* и др.) в условиях различных типов исходных цитоплазм.

Создание гетероплазматических тритикале и необходимость их индивидуальной селекции требует нового подхода к систематике рода *Triticosecale* Wittm.

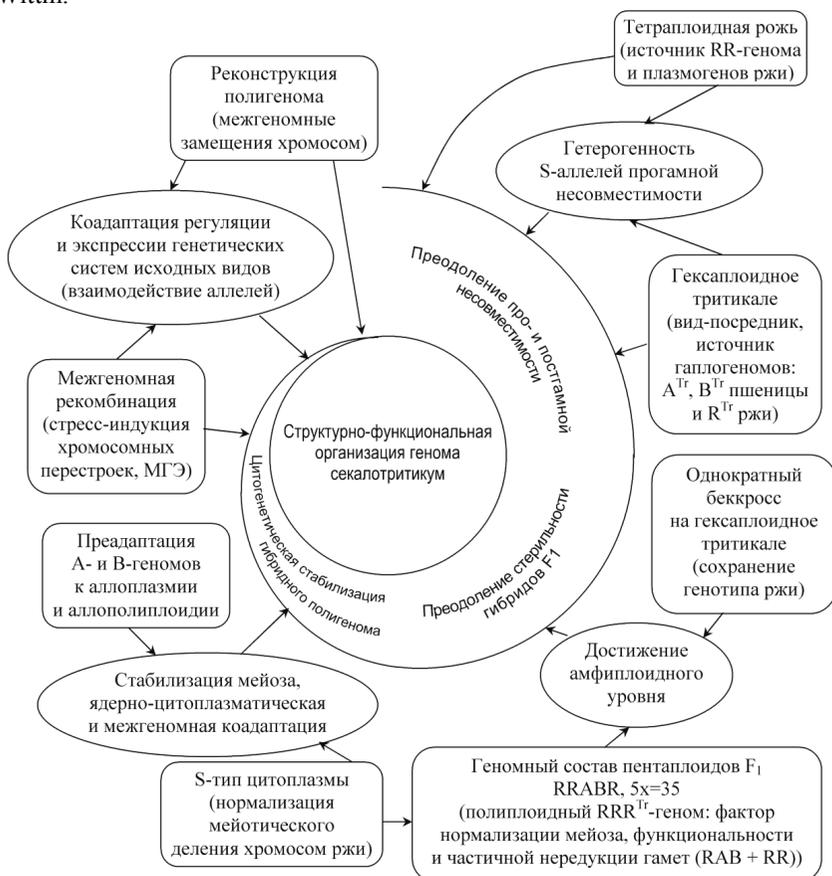


Рис. 2. Система факторов формирования и стабилизации генома секалотритикум

Существующие критерии классификации аллополиплоидов (табл. 1) имеют ряд ограничений:

— размытость границ таксонов в результате совместного действия естественного и искусственного отбора, миграции и смешения ареалов возделываемых форм;

— несоответствие современной базе знаний о структурно-функциональной организации генома и неучтенность путей и селекционной продвинутой синтетических аллополиплоидных видов (разных типов тритикале);

— искусственный утилитарный характер, не учитывающий филогению амфиплоидных видов, что подтверждается молекулярно-генетическим анализом [5].

Результаты сравнительного анализа гетероплазматических \times Тритикале (гексаплоидных тритикале и секалотритикум) показали, что (табл. 2):

— результаты реципрокных скрещиваний секалотритикум с тритикале отличаются;

— секалотритикум и тритикале частично репродуктивно изолированы в силу проведения индивидуальных схем селекции;

— они различаются по плазматипам (плазматипы ржи и пшеницы) и, соответственно, по цитоплазматическим признакам;

— роль базового генома при аллополиплоидии у них выполняют геномы различного происхождения (AA-геном у тритикале и RR-геном у секалотритикум);

— секалотритикум и тритикале имеют кариотипические различия в связи со спецификой коадаптивных процессов стабилизации полигенома;

— они отличаются генотипически по экспрессии генов и степени выраженности признаков исходных видов.

Таблица 1

Известные подходы в систематике \times Тритикале

Автор	Критерии систематики \times Тритикале
Г. Каттерман	по происхождению (гетерогеномные и гомогеномные)
А.Ф. Шулындин	по родословной в зависимости от способа получения (двухвидовые, вторичные, трехвидовые и пр.)
Ю.Г. Сулима, Л.К. Сечняк	по гомо/гетерогетерогеномности и дозовым соотношениям генетического материала исходных видов (гомогеномные, гетерогеномные, хромосомно-замещенные)
В.Ф. Дорофеев, Т.В. Охотникова, Э.Ф. Мигушова	по составу, происхождению и разнокачественности отдельных геномов и хромосом
У.К. Куркиев, А.А. Филатенко	по уровню плоидности (тетра-, гекса-, октоплоидные)

Таблица 2

Генетические отличия гетероплазматических гексаплоидных ×Тритикале

Показатели	Тритикале	Секалотритикум
Плазматены (геномы пластид и митохондрий)	Пшеничный плазматип T/RRAABB	Ржаной плазматип S/RRAABB
Реципрокная скрещиваемость, %	Тритикале × Секалотритикум 32,38%	Секалотритикум × Тритикале 47,95%
Генетические основы совместимости	Про- и постгамные факторы несовместимости пшеницы	Нарушение синтеза / функции пестичных РНК-аз ржи
Базовый геном	AA-геном пшеницы	RR-геном ржи
Специфичность мейоза	Нестабильное деление геномов ржи в условиях пшеничной цитоплазмы	Нормализация деления генома ржи в условиях ржаной цитоплазмы
Стабилизация генома	~F7	~F5
Экспрессия генов	Неполная экспрессия генома ржи	Более полная экспрессия генома ржи (ω _{2,3,4} -секалины)
Эффект взаимодействия генетических систем контроля мейоза исходных видов	Ph, I/Edu и др. пшеницы >> Sy, P/Edu и др. ржи	Ph, I/Edu и др. пшеницы << Sy, P/Edu и др. ржи
Репродуктивная изоляция	Частичная — тритикале и секалотритикум репродуктивно изолированы в силу проведения индивидуальных схем селекции	

Результаты проведенных исследований свидетельствуют о целесообразности выделения гетероплазматических гексаплоидных тритикале с цитоплазмой пшеницы (*ssp. triticale* Tscherm.) и ржи (*ssp. secalotriticum*, син. *secalotricum* Rozenst., et Mittelst.) в ранг подвидов в системе рода тритикале (*rTriticosecale* Wittm.), включающей виды полиплоидного ряда (тетра-, гекса- и октоплоидные) (рис. 3).

Внутриродовая классификация тритикале на гетероплазматические подвиды, а далее — на разновидности, целесообразна для всех уровней плоидности (видов), способствует развитию дифференциальной селекции, описанию, стандартизации и оценке сортов на патентоспособность (тест ООС) в соответствии с хозяйственно-экономическими потребностями, агротехнологиями и с учетом генетических особенностей, адаптивности,

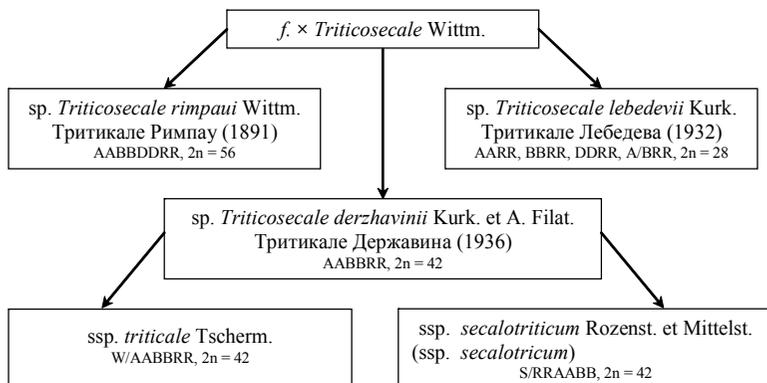


Рис. 3. Система рода Тритикале (\times Triticosecale Wittm.)

ареалов распространения и селекционной продвинутой различных типов тритикале и секалотритикум. Предложенная система рода \times Triticosecale Wittm. в значительной степени учитывает эволюционные и прикладные аспекты создания, селекции и производства тритикале.

Литература

1. Мережко А.Ф. Генетические ресурсы тритикале // Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке: состояние, проблемы, перспективы: Тезисы докладов II Вавиловской междунар. конф.— Санкт-Петербург, 26–30 ноября 2007 г.— СПб.: ВИР, 2007.— С. 541–543.
2. Куркиев У.К., Филащенко А.А. Классификация рода \times Triticosecale Wittm. // Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке: состояние, проблемы, перспективы: Тезисы докладов II Вавиловской междунар. конф.— Санкт-Петербург, 26–30 ноября 2007 г.— СПб.: ВИР, 2007.— С. 28–30.
3. Гордей И.А., Гордей Г.М., Новикова Л.В. Создание ржано-пшеничных амфидиплоидов (секалотритикум) // Генетика.— 1996.— Т.32, №6.— С. 783–787.
4. Люсигов О.М., Белько Н. Б., Щетько И. С., Гордей И.А. Создание ржано-пшеничных амфидиплоидов с цитоплазмой ржи — секалотритикум (RRAABB, 2n=42): особенности мейоза у ржано-тритикальных гибридов F₁ (RRABR, 5x=35) // Генетика.— 2005.— Т.41, №7.— С. 902–909.
5. Гончаров Н.П., Кондратенко Е.Я. Происхождение, доместикация и эволюция пшениц // Вестник ВОГиС.— 2008.— Т.12, №6.— С. 159–179.

Резюме

Представлено экспериментальное обоснование классификации тритикале на основе генетических факторов формирования и стабилизации генома гетероплазматических амфидиплоидов. Предложена система рода \times Triticosecale Wittmack, включающая виды полиплоидного ряда, гетероплазматические подвиды, учитывающая эволюционные и прикладные аспекты их создания, селекции и производства.

Experimental substantiation of triticale classification was presented on the basis of genetic factors of formation and stabilization of heteroplasmic amphidiploid genome. The genus \times Triticosecale Wittmack system including species of a polyploid series and heteroplasmic subspecies, taking into account evolutionary and applied aspects of their development, breeding and production was proposed.

ЖМУРКО В.В.

*Харьковский национальный университет имени В.Н. Каразина,
Украина, 61077, Харьков, пл. Свободы,
4, e-mail vasily.v.zhmurko@univer.kharkov.ua*

ОСОБЕННОСТИ ПРОЯВЛЕНИЯ ЭФФЕКТОВ ГЕНОВ *PPD* НА ТЕМПЫ РАЗВИТИЯ СОРТОВ И ГИБРИДОВ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ

Проявление эффектов генов *Ppd* и на темпы развития сортов и изогенных линий пшеницы достаточно хорошо исследовано. Показаны различия по степени замедления развития под влиянием сокращения продолжительности фотопериода (фотопериодическая чувствительность, ФПЧ) значительного количества сортов, а также изогенных линий озимой пшеницы в зависимости от состояния конкретных локусов генов *Ppd* (доминантное/рецессивное) [4, 6, 7, 8].

Принципиальная схема проведения опытов по выявлению эффектов генов *Ppd* у озимой пшеницы почти во всех работах включала обязательную яровизацию, после чего растения выращивали в условиях разного фотопериода для определения ФПЧ [4, 6]. Вместе с тем, было показано, что ряд сортов озимой пшеницы при повышенной температуре (18–20 °С, то есть без яровизации) проявляли способность колоситься, но только в условиях короткого дня, а ряд — не проявляли такой способности [3]. Был сделан вывод, что первая группа сортов способна проходить яровизацию при повышенной температуре на коротком дне, а вторая в этих условиях не способна проходить эту стадию развития [3].

Результаты изучения реакции 54 сортов озимой пшеницы на фотопериод, полученные нами [1, 5], показали, что при 18–20 °С, когда не возможна яровизация, на фоне 8-, 16- и 24-часового фотопериода, в исследованной популяции выделялись группы сортов, которые различались по скорости перехода к колошению. Первая из них в условиях короткого дня переходила к колошению на 29–40 дней раньше, чем при 16- и 24-часовом фотопериоде. Сорта второй группы — наоборот, на 10–12 дней задерживали колошение на 8-часовом дне. У третьей группы сортов колошение наступало практически в одни и те же сроки при разной продолжительности фотопериода. В соответствии с терминологией, принятой для обозначения фотопериодической реакции растений, первая группа сортов названа нами короткодневными (КД), вторая — длиннодневными (ДД) и третья — фотопериодически нейтральными (НР) [1, 5]. Под влиянием прерывания темного периода светом в короткодневном фотопериодическом цикле на фоне 18–20 °С, то есть без яровизации. КД сорта в наших опытах замедляли переход к колошению или даже не переходили к нему, в то время как ДД и НР сорта не изменяли сроки перехода к колошению. Эти эффекты у сортов с различной фотопериодической реакцией не проявлялись, если они проходили яровизацию при 5–7 °С [2]. Отметим, что замедление перехода в генеративное состояние под влия-