

## ГОМОЛОГИЯ У ВИДОВ ПШЕНИЦЫ В СВЯЗИ С ФЕНОМОГЕНОМИКОЙ ИХ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ

Романов Б.В., Авдеенко А.П.

ФГБОУ ВПО «Донской государственный аграрный университет», п. Персиановский, Ростовская область, Россия (346493, Ростовская область, Октябрьский район, п. Персиановский), e-mail: [triticumrbw@mail.ru](mailto:triticumrbw@mail.ru)

Применив феномогеномные исследования (диплоидный геном-феном), установлено, что виды-гомологи *Triticum spelta* L. ( $A^uA^u bbDD$ ) и *Triticum kihare* Dorof. et Migusch. ( $A^bA^b ggDD$ ) фенотипически очень близки между собой и обладают одинаковым двухфеномным уровнем своих количественных продукционных признаков. В их количественных признаках не проявляется вклад одного из трёх элементарных диплоидных геномов. Доказано, что предполагаемый гомолог мягкой пшеницы *Triticum miguschovae* Zhir. ( $A^bA^b ggDD$ ) также имеет двухфеномный уровень аналогичных количественных признаков. Поэтому он признан неполным гомологом *Triticum aestivum* L. ( $A^uA^u BBDD$ ), у которого трёхфеномный уровень количественных признаков. Полный гомолог получен из *Triticum kiharae* ( $A^bA^b ggDD$ ) после воздействия на его семена и семена *Triticum miguschovae* ( $A^bA^b ggDD$ ) N-нитрозо-N-метилмочевинной (НММ).

Ключевые слова: виды-гомологи, феномогеномные исследования, диплоидный геном-феном, вклад диплоидного генома, уровень феномности признака, неполный, полный гомолог.

## HOMOLOGY AT SPECIES OF WHEAT IN CONNECTION WITH PHENOMOGENOMICS OF THEIR QUANTATIVE SIGNS

Romanov B.W., Avdeenko A.P.

The Don state agrarian university, Persianovsky, the Rostov area, Russia (346493, the Rostov area, October area, the item Persianovsky) e-mail: [triticumrbw@mail.ru](mailto:triticumrbw@mail.ru)

Applying phenomogenomics research (diploid genom- phenom), it is established, that species-homologies *Triticum spelta* L. ( $A^uA^u bbDD$ ) and *Triticum kihare* Dorof. et Migusch. ( $A^bA^b ggDD$ ) are very close phenotypically between each other and have same doublephenome level of their quantitative productivity signs. In their quantitative signs are not shows contribution of one of three elementary diploid genomes. It is proved, that estimated homologue of soft wheat *Triticum miguschovae* Zhir. ( $A^bA^b ggDD$ ) are also have doublephenomic level of similar quantitative signs. This is why it is recognized incomplete homologue *T.aestivum* L. ( $A^uA^u BBDD$ ), at witch triplephenomic level of quantitative signs. Complete homologue is obtained from *Triticum kiharae* ( $A^bA^b ggDD$ ), after influence on its grain and grain *Triticum miguschovae* ( $A^bA^b ggDD$ ) supermutagen (NMM).

Keywords: species-homology, phenomogenomics research, diploid genom-phenom, level of phenomics of a sign, incomplete, complete homologue.

Известно, что *Triticum kiharae* Dorof. et Migusch. ( $A^bA^b ggDD$ ) является гомологом *T.spelta* L. ( $A^uA^u bbDD$ ), а *T.miguschovae* Zhir. ( $A^bA^b ggDD$ ) создавался, как гомолог *T.aestivum* ( $A^uA^u BBDD$ ) [2; 4]. Благодаря феномогеномным исследованиям зерновой продуктивности в вегетационных опытах установлено, что, несмотря на свой гексаплоидный статус, *T.kiharae* обладает двухфеномной, а *T.aestivum*, как и должно гексаплоиду, – трехфеномной продуктивностью [10]. Было показано, что на фоне двух- и трехфеномной продуктивности, соответственно, тетраплоидного *T.persicum*  $A^uA^u BB$  и гексаплоидного *T.aestivum* ( $A^uA^u BBDD$ ) продуктивность их гомологов тетраплоида *T.militinae*  $A^bA^b GG$  и гексаплоида *T.miguschovae* ( $A^bA^b ggDD$ ) примерно одинакова и на уровне таковой

тетраплоида *T.persicum*, что означает двухфеномную продуктивность представителей второй филогенетической ветви [9]. Уровень «феномности» признаков отражен в их геномных формулах.

**Цель** настоящих исследований – с помощью феномогеномных исследований продукционных признаков видов-гомологов убедиться в различных уровнях «феномности» этих признаков у *T.miguschovae*  $A^bGD$  и *T.aestivum*  $A^uBD$ . Далее, основываясь на результатах феномогеномных исследований, попытаться получить полный гомолог мягкой пшеницы.

**Методика.** Для этого, с использованием коэффициента удельной продуктивности (далее Ку.п.), был подтвержден двухфеномный уровень продуктивности видов гомологов *T.kiharae* и *T.spelta*, а также у *T.miguschovae* и трёхфеномный у *T.aestivum*. На основании полученных результатов признано, что *T.miguschovae* неполный гомолог мягкой пшеницы. Один из возможных способов создания полного гомолога – это попытаться реализовать вклад третьего элементарного диплоидного генома у гексаплоидных *T.miguschovae* или *T.kiharae* при помощи мутагенеза. В результате обработки семян этих видообразцов супермутагеном N-нитрозо-N-метилмочевинной (далее НММ) из *T.kiharae* получен полный гомолог, что подтверждено иммунохимическим и электрофоретическим анализами, проведенными в лаборатории биохимии ВИР (Санкт-Петербург).

**Результаты и обсуждение.** Ку.п. отражает соотношение зерна воспроизведенным продуктивным побегом к массе этого же побега без зерна, поскольку наименьшей единицей, в которой реализуется взаимосвязь вегетативных и генеративных сфер растения, является продуктивный побег [6]. Данный показатель, который очень близок к коэффициенту хозяйственной эффективности урожая (далее  $K_{хоз}$ ), вполне объективно отражает продуктивность пшеницы.

Из данных табл. 1 видно, что Ку.п. *T.kiharae* и *T.spelta* практически одинаков и значительно ниже, чем у представителей мягкой пшеницы. Ку.п. гомолога мягкой пшеницы *T.miguschovae* (0,51) также на уровне гексаплоидных *T.kiharae* и *T.spelta*.

**Таблица 1 – Удельная продуктивность видов-гомологов (1989 г.)**

Видообразец	№ по кат. ВИР, сорт	Геном	Масса, г		К у.п.
			зерна	вегетативной части побега	
<i>T.spelta</i>	19097	$A^uBD$	1,48	2,81	0,53
	53347	$A^uBD$	0,85	1,69	0,50

<i>T.kiharae</i>	47897	$A^bGD$	0,67	1,41	0,48
<i>T.aestivum</i>	Найя	$A^uBD$	1,44	1,84	0,78
	Бирюсинка	$A^uBD$	0,87	1,16	0,75
	Донщина	$A^uBD$	1,74	2,18	0,80
<i>T.miguschovae</i>	57361	$A^bGD$	0,71	1,40	0,51
НСР <sub>05</sub>					0,07

Учитывая, что в среднем Ку.п. *T.aestivum* 0,78, вычисляем вклад в данный признак одного диплоидного генома или феном. Для чего  $0,78 : 3 = 0,26$ . Уровень феномности *T.kiharae* и *T.spelta* можно показать, разделив их признаки на выявленный вклад диплоидного генома:  $0,48 : 0,26 = 1,85 \approx 2,0$  и  $0,52 : 0,26 = 2,0$ . Значит, *T.kiharae* и *T.spelta* обладают двухфеномным уровнем данного признака, и у них не проявляется вклад одного из трёх диплоидных геномов. Однако и гомолог мягкой пшеницы *T.miguschovae* также обладает двухфеномным уровнем:  $0,51 : 0,26 = 1,96 \approx 2,0$ .

При продолжении исследования Ку.п. получены аналогичные результаты (табл. 2). По крайней мере, из данных табл. 2 однозначно следует, что спельтоидные виды – гомологи *T.kiharae* и *T.spelta*, несмотря на свой гексаплоидный статус, имеют двухфеномный уровень продуктивности.

**Таблица 2 – Удельная продуктивность видов гомологов (1990 г.)**

Видообразец	№ по кат. ВИР, сорт	Геном	Масса, г		Ку.п.
			зерна	вегетативной части побега	
<i>T.spelta</i>	19097	$A^uBD$	1,25	2,52	0,50
<i>T.kiharae</i>	47897	$A^bGD$	0,93	1,93	0,47
	// -- // -- //	// -- // --	0,61	1,30	0,47*
<i>T.aestivum</i>	Донщина	$A^uBD$	1,11	1,36	0,82
	Бирюсинка	// -- //	0,94	1,28	0,73
	// -- // -- //	// -- //	0,59	0,79	0,75*
	Найя	// -- //	1,65	2,13	0,77

	Фури	// -- //	1,46	1,90	0,77
	Моск. 35	// -- //	1,99	2,84	0,70
	Свенно	// -- //	1,73	2,41	0,72
	Ролло	// -- //	1,72	2,36	0,73
<i>T.miguschovae</i>	57361	$A^bGD$	0,69	1,39	0,50

НСР<sub>05</sub>

0,08

\* – те же видообразцы, выращенные в других условиях.

Вместе с тем гомолог мягкой пшеницы *T.miguschovae* по своим продукционным показателям соответствует *T.spelta* и *T.kiharae*. У него Ку.п. 0,50, а у представителей мягкой пшеницы в среднем 0,75. Следовательно, *T.miguschovae* неполный гомолог мягкой пшеницы, что следует из соотношения, согласно закону гомологических рядов:

$$T. spelta A^uBD(2) \approx (2)A^bGD T. kiharae,$$

$$T. aestivum A^uBD(3) \neq (2)A^bGD T. miguschovae$$

(в скобках продуктивность, выраженная в феномах). На неполную гомологию *T.miguschovae* с *T.aestivum* указывает **двухфеномный** уровень его продуктивности, что до настоящего времени не принималось в расчет. Полная же гомология определяется одинаковым или близким фенотипическим эффектом [7].

Для достижения этого одинакового или близкого фенотипического эффекта (полной гомологии с мягкой пшеницей) необходима реализация вклада третьего диплоидного генома или у *T. miguschovae*, или *T. kiharae*. Исходя из этих соображений, семена данных образцов обработаны НММ. Обработанные семена высеяли на подготовленной грядке вдали от посевов. Уже в М<sub>1</sub> среди образцов *T.miguschovae* появились растения со светлыми колосьями и типичные *T.kiharae*. У исходных форм *T.kiharae* существенных морфологических изменений не наблюдалось.

В М<sub>2</sub> у *T.kiharae*, наряду с формами, похожими на неё, появились растения с темноокрашенным и более плотным колосом, то есть напоминающие *T.miguschovae*, а также очень близкие к *T.spelta*. Среди мутантных растений изначального *T.miguschovae* в М<sub>2</sub> было обнаружено растение, похожее на *T.kiharae*, но отличавшееся более крупными размерами листьев и меньшей их опушенностью. Колосья его имели сизоватый восковой налет, как и у сортообразцов мягких пшениц. Семена с этих растений были высеяны отдельно в теплице. Остальные семена М<sub>2</sub> *T.kiharae* и *T.miguschovae* высеяли поздней осенью, опять же на специально подготовленном участке, вдали от производственных посевов. Высеяла под зиму,

мы пытались усилить мутагенный эффект [5]. В  $M_3$  из семян мутантного растения с крупными и малоопушенными листьями взошли только два. При созревании они оказались типичными *T.timopheevii*.

Однако в  $M_3$  точно в одном из рядков перезимовавшего *T. kiharae* было обнаружено растение, по внешнему виду соответствующее *T.aestivum*. При пересевах выяснилось, что в отличие от исходного *T.kiharae* они имели озимый образ жизни и, как большинство представителей второй филогенетической ветви, выделялись более интенсивной темно-зеленой окраской.

Таким образом, нами был получен предполагаемый полный гомолог мягкой пшеницы [8]. В вегетационном опыте было выявлено, что по зерновой продуктивности он был на уровне сортообразцов мягкой пшеницы и на 1/3 превосходил *T.kiharae*, то есть обладал «трехфеномной» продуктивностью (табл. 3).

**Таблица 3 – Продуктивность полного гомолога по сравнению с исходными видами, г/сос**

Вид	2n	Уровни минерального питания					В ср.
		К	N <sub>0.05</sub>	N <sub>0.10</sub>	N <sub>0.20</sub>	N <sub>0.60</sub>	
<i>T.timopheevii</i>	28	2,1	11,5	10,6	8,7	4,9	7,6
<i>T.kiharae</i>	42	2,0	10,2	12,8	11,6	6,0	8,5
<i>Полный гомолог</i>	42	3,6	12,6	17,5	19,8	9,6	12,6

НСР<sub>05</sub>

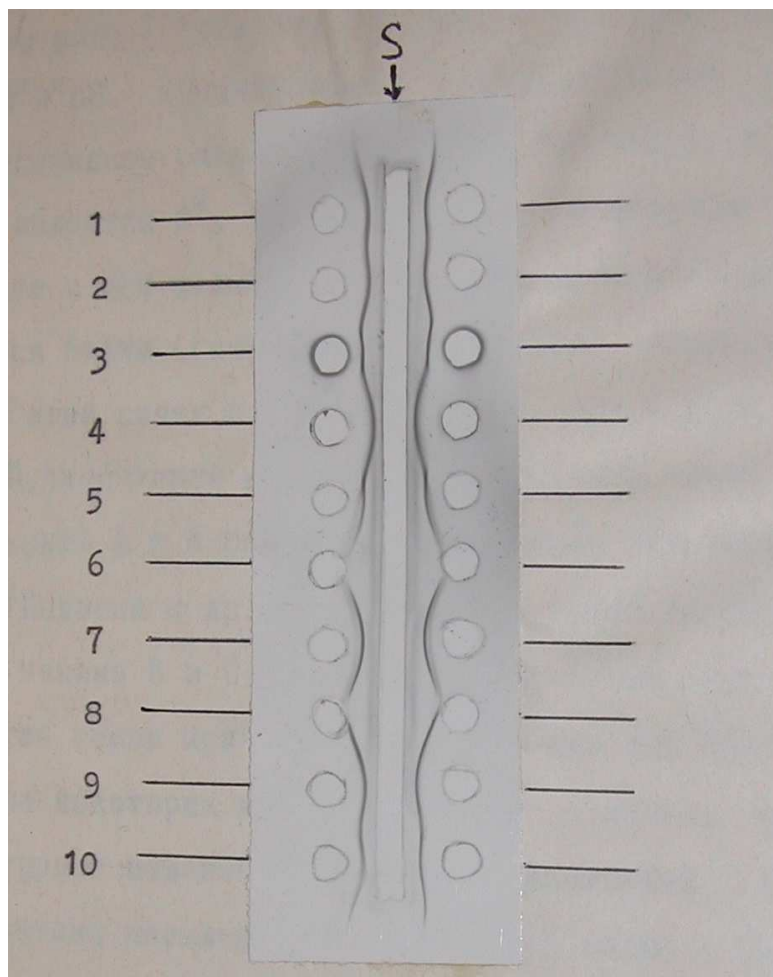
1,2

К – контроль без удобрений; N г. д.в./сос.

Из данных табл. 3 видно, что различия по продуктивности между *T.timopheevii* и *T.kiharae* не существенны, тогда как между последним и полным гомологом различия на всех вариантах достоверно отличаются в пользу полного гомолога.

Что характерно, и в среднем продуктивность *T.kiharae* на уровне *T.timopheevii*. Разница между *полным гомологом* и *T.kiharae* ( $12,6\text{г} - 8,5\text{г} = 4,1\text{г}$ ) составляет 32% или 1/3. Учитывая двухфеномную продуктивность *T.kiharae*, вычисляем вклад диплоидного генома в его признак:  $8,5 : 2 = 4,25$  получаем вклад диплоидного генома, который соответствует разнице между *T.kiharae* и *полным гомологом*. Далее определяемся с уровнем феномности признака полного гомолога, который равняется  $12,6 : 4,25 = 2,96 \approx 3,0$ .

Иммунохимический анализ, проведенный в лаборатории биохимии ВНИИР им. Н.И. Вавилова (г. Санкт-Петербург), несмотря на чрезвычайное сходство полного гомолога с *T.aestivum*, показал наличие у него генома  $A^b$ , тогда как у истинной мягкой пшеницы  $A^u$  (фото 1).



**Фото 1. Иммунохимический анализ (двойная иммунодиффузия) липопротеинов:**  
1 – *T.boeoticum*; 2 – *полный гомолог*; 3 – *T.timopheevii*, выщепившийся из *T.miguschovae*; 4 – *T.timopheevii*; 5 – *T.militinae*; 6 – *T.urartu*; 8 – *T.aestivum*; 7, 9, 10 – мутанты полученные из *T.militinae*.

На фото 1 четко видна одинаковая реакция *T.urartu A<sup>u</sup>* и *T.aestivum A<sup>u</sup>BD*, в отличие от представителей второй филогенетической ветви, включая и *полный гомолог*, у которых геном  $A^b$ . В то же время мутантные формы тетраплоидного *T.militinae* и *T.timopheevii*, выщепившийся из *T. miguschovae*, четко реагировали на  $A^b$ . Аналогично реагирует *полный гомолог*, несмотря на то что по фенотипу он – копия мягкой пшеницы. Однако у *полного гомолога* вместо генома  $G$  обнаруживались признаки генома  $B$ . Присутствие генома  $D$  у *полного гомолога*, так же как и у образцов мягкой пшеницы, использованных в анализах, подтверждается.

Был проведен электрофоретический анализ глиадинов этих же видов пшениц с использованием методики [1]. Из представленной фореграммы видно, что спектры глиадинов филогенетически близких видов *T.militinae* и *T.timopheevii* имеют практически идентичный состав компонентов, который сильно отличается от спектра мягкой пшеницы (фото 2).



**Фото 2. Электрофорез глиадинов исследуемых образцов:**

1 – *T.aestivum*; 2 – *T.militinae*; 3, 4, 5 – мутанты из *T.militinae*; 6 – *T.timopheevii*, выщепившийся из *T.miguschovae*; 7 – *полный гомолог*; 8 – *T.timopheevii*; 9 – *T.durum*.

Полный гомолог выделяется оригинальным промежуточным типом спектра, в котором присутствуют как компоненты, характерные для пшениц ряда *T.timopheevii*, так и в большей степени компоненты, специфичные для мягкой пшеницы. Очевидно, трансформация генома *G* в геном *B* предопределила фенотипическое сходство полного гомолога с мягкой пшеницей *T.aestivum*. О возможности таких трансформационных изменений говорит тот факт, что геном *G* может являться производным генома *B* [3].

Поскольку полный гомолог фенотипически идентичен мягкой пшенице, то для удобства его можно обозначить, как *T.aestivum TM* (где *TM* указывает на его происхождение из пшениц ряда Тимофеева). Более того, феноменальное сходство с мягкой пшеницей позволило дать ему и сортовое название *Рассвет-1*. Отсюда гомологию изучаемых гексаплоидных видов можно представить следующим образом:

*T.spelta*  $A^uBD$  (2)  $\approx$  (2)  $A^bGD$  *T.kiharae*,  
*T.aestivum* L.  $A^uBD$  (3)  $\approx$  (3)  $A^bBD$  *T.aestivum* TM.

Учитывая, что из *T.spelta* в результате радиационного воздействия получали мягкую пшеницу и, наоборот, из мягкой пшеницы выщеплялась спельта, получение полного гомолога представляется вполне закономерным [6]. Очевидно, что если из *T.spelta* появляется *T.aestivum*, то выщепление из гомологичного спельтоидного *T.kiharae*, полного гомолога с трёхфеномным уровнем продукционных признаков, фенотипически повторяющего **мягкую пшеницу**, достаточно логично и согласуется с законом гомологических рядов. В принципе, без учёта дифилетической природы происхождения изучаемых пшениц, можно считать, что был произведен ресинтез мягкой пшеницы.

Вероятно, благодаря морфофизиологическому и генотипическому сходству с мягкой пшеницей полный гомолог *Рассвет-1* уже не проявлял такую же устойчивость к бурой ржавчине, как исходный вид. Хотя относительно сортообразцов мягкой пшеницы он выглядел предпочтительнее.

То есть близость или сходство **полного гомолога** *Рассвет-1* с мягкой пшеницей, как в генетическом, так и фенотипическом плане, негативно сказывается на его устойчивости к бурой ржавчине. Вместе с тем некоторые генетические отличия *Рассвет-1* делают его ценным исходным материалом для селекционной практики. Так при гибридизации *Рассвет-1* с сортом мягкой пшеницы Юбилейная 100, с коротким вегетационным периодом, получена довольно скороспелая и относительно высокопродуктивная форма.

**Заключение.** Благодаря феномогенным исследованиям видов-гомологов установлено, что *T.miguschovae* из-за своего двухфеномного уровня количественных признаков не является полным гомологом мягкой пшеницы *T.aestivum*, у которого, как и должно, трёхфеномный уровень аналогичных признаков, включая и зерновую продуктивность. **Полный гомолог** *Рассвет-1*, практически идентичный мягкой пшенице, получен из *T.kiharae*, после соответствующего воздействия на его семена НММ. Он является ценным исходным селекционным материалом для практической селекции.

### Список литературы:

1. Губарева Н.К. Сортовая идентификация и регистрация генофонда мягкой пшеницы / Н.К. Губарева, Н.В. Гайденова // Труды по прикл. бот., генет. и селекц. – 1987. – Т. 144. – С. 24–32.
2. Жиров Е.Г. Новая форма гексаплоидной пшеницы / Е.Г. Жиров, Г.И. Иванов // Доклады ВАСХНИЛ. – 1981. – № 1. – С. 8–9.
3. Жуковский П.М. Культурные растения и их сородичи. – Л. : Колос, 1964. – 790 с.



4. Иванов Г.И. О таксономическом статусе синтетических аллогексаплоидов пшеницы с геномным составом  $A^bA^uB$  // С.- х. биология. – 1985. – № 1. – С. 35–39.
5. Кислюк М.М. Некоторые способы усиления мутагенного действия низких температур на проростки злаков / М.М. Кислюк, Г.А. Воробьева // Бюлл. ВИР. – 1970. – Вып. 15. – С. 24–26.
6. Культурная флора СССР. – Л. : Колос. – 1979. – Т. 1. Пшеница. – С. 196–198.
7. Медников В.М. Современное состояние проблемы вида и видообразования // Вавиловское наследие в современной биологии. – М. : Наука. – 1989. – С. 133–147.
8. Романов Б.В. Новая форма гексаплоидной пшеницы или полный гомолог *T. aestivum* L. // Генетика. – 1994. – Т. 30 (приложения). – С. 133.
9. Романов Б.В. Изменение признаков корневой системы и продуктивности пшеницы в филогенезе и её отзывчивость на минеральное питание : дисс. ... канд. биол. наук. – СПб., 1995. – С. 78–101.
10. Романов Б.В. Введение в феномогеномику количественных признаков рода *Triticum*.-Персиановский. – 2010. – 136 с.

**Рецензенты:**

Усатов А.В., д.б.н., профессор, заведующий отделом изменчивости ген, НИИ биологии Южного федерального университета. Министерство образования РФ, ГБОУ ВПО «Южный федеральный университет», г. Ростов-на-Дону.

Титаренко А.В., д.с.-х.н., старший научный сотрудник, заведующий отделом селекции и семеноводства зерновых и зернобобовых культур Донского НИИ сельского хозяйства, Министерство сельского хозяйства РФ, ГНУ Донской НИИСХ Россельхозакадемии, Ростовская область, Аксайский район, п. Рассвет.