

**ТЕТРАПЛОИДНЫЙ УРОВЕНЬ ПРОЯВЛЕНИЯ СЛОЖНЫХ
КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ У НЕКОТОРЫХ
ГЕКСАПЛОИДНЫХ ВИДОВ ПШЕНИЦЫ**

Б.В. РОМАНОВ

У мягкой, спельтоидной, компактоидной и сферококкоидной пшеницы изучали проявление сложных количественных признаков на основе феномогеномного подхода, когда по аналогии ген—фен рассматриваются взаимоотношения геном—феном. Показано, что при одинаковом составе геномов (AABBDD) у *Triricum aestivum* L., *T. spelta* L., *T. compactum* Host. и *T. sphaerococcum* Perciv. у трех последних видов количественные признаки проявляются на тетрапloidном двухфеноменном уровне (диплоидный геном—феном). Это предлагается отражать в геномных формулах и читывать в селекционной и производственной практике.

Ключевые слова: *Triricum aestivum* L., *T. spelta* L., *T. compactum* Host. и *T. sphaerococcum* Perciv., гексаплоидные виды пшеницы, геном, проявление сложных количественных признаков.

Keywords: *Triricum aestivum* L., *T. spelta* L., *T. compactum* Host., *T. sphaerococcum* Perciv., hexaploid wheat, genome, quantitative traits expression.

В литературе имеются сведения о возможном вторичном происхождении *Triticum spelta*, *T. compactum* и *T. sphaerococcum* от *T. aestivum* L. (1). Многие исследователи сталкивались со спельтоидными, компактоидными и сферококкоидными системными мутациями у мягкой пшеницы (2-5). Считается, что основные наборы генов, контролирующие признаки (в том числе количественные), у *T. sphaerococcum* — *QQccss*, у *T. compactum* — *QQCCSS*, у *T. aestivum* — *QQccSS*, а все виды пшеницы из группы спельты (*T. spelta*, *T. tachana* Dek. et Men., *T. vavilovii* Jakubz., *T. zhukovskii* Men. et Er.) содержат наборы генов *qqccSS* (6, 7).

Показано, что в течение 3 лет разница по массе 1000 зерен между исходной формой мягкой гексаплоидной пшеницы сорта Белоцерковская 198 и полученными от нее сферококкоидными мутантами составляла от 29,0 до 35,0 % (в среднем 32,7 %) (2). Масса зерна с колоса у компактоидных, сферококкоидных и спельтоидных мутантов, выделенных из *T. aestivum* (сорта Норрэн и Безостая 1) при мутагенном воздействии, была на 32-40 % ниже, чем у исходной мягкой пшеницы (3). Как правило, по мощности габитуса макромутанты также уступают исходной форме. При исследовании гибридов *F₁*, *F₂* и *F₃* в скрещиваниях *T. sphaerococcum* × *T. aestivum* установлено, что масса зерен у сферококкоидных форм на 31 % меньше, чем у мягкой пшеницы (8). То есть спельтоидные, компактоидные и сферококкоидные макромутанты качественно отличаются от исходной формы, а их продуктивность снижается на $\frac{1}{3}$.

Вместе с тем разница по массе 1000 зерен между *T. aestivum* A^uBD сорта Кэнтач (30,0 г) и тетраформой A^uB тетраКэнтач (19,8 г) составляет 10,2 г (9). Эта разница на 34 % определялась вкладом генома DD, что продемонстрировано при создании синтетических гексаплоидов, полученных скрещиванием тетраформы A^uA^uBB с разными образцами *Aegilops squarrosa* (источник генома DD). Масса 1000 зерен таких гексаплоидов составляла 32,0 г и более (в зависимости от используемого образца эгилопса), то есть восстанавливалась благодаря вкладу диплоидного генома DD.

Роль диплоидных геномов в формировании этого количественного признака несложно описать с помощью феномогеномного подхода, когда по аналогии ген—фен рассматриваются взаимоотношения геном—феном

(10). Такие исследования актуальны для пшеницы, представленной многими полиплоидными полигеномными видами.

Исходя из взаимосвязи диплоидный геном—феном, можно вычислить долю вклада (феном) одного из двух диплоидных геномов в проявление признака у тетраформы A^uA^uBB : 19,8 г : 2 = 9,9 г. Поскольку A^uA^uBB — составная часть гексаплоидной мягкой пшеницы, то проявление признака у сорта Кэнтак для трехфеномного уровня можно описать как A^uA^u (9,9 г) + BB (9,9 г) + DD (10,2 г) = A^uA^uBBDD (30,0 г). Аналогичные расчеты вклада генома в количественный признак шелконосности коконов у диплоидных и триплоидных гибридов тутового шелкопряда применял В.А. Струнников (11). По нашим данным, зерновая продуктивность у мягкой гексаплоидной пшеницы (A^uA^uBBDD) равняется сумме продуктивности каждого генома (A^uA^u + BB + DD) (12, 13). Подчеркнем, что доля вкладов у A^uA^u и BB примерно одинакова и несколько ниже, чем у DD .

В то же время расчетный вклад одного из трех диплоидных геномов в количественное значение для признака у гексаплоидной мягкой пшеницы A^uA^uBBDD (30,0 г) ненамного отличается от приведенного выше (30,0 г : 3 = 10,0 г). Значения 10,0; 9,9 и 10,2 г, определяющие вклады диплоидных геномов в продуктивность у гексаплоида, тетраплоида и диплоида, — величины одного порядка. Поэтому формирование этого количественного признака для гексаплоидной мягкой пшеницы можно условно представить как 10,0 г (AA) + 10,0 г (BB) + 10,0 г (DD) = 30,0 г ($AABBDD$), то есть в качестве фенома для каждого из трех диплоидных геномов принять показатель, равный 10,0 г. Теоретически рассчитанный показатель у гексаплоидной пшеницы соответствует фактическому, что подтверждается вычислением с использованием χ^2 в соответствующей модификации (14). В качестве наблюдаемых частот используем фактические вклады диплоидных геномов в проявление признака (табл. 1).

1. Критерий соответствия (χ^2) теоретической и фактической массы 1000 зерен у мягкой пшеницы

Показатель	Геном			Сумма $AABBDD$
	AA	BB	DD	
Ожидаемое расщепление (H_0)	1	1	1	3
Наблюдаемые частоты (f)	9,9	9,9	10,2	30,0
Ожидаемые частоты (F)	10,0	10,0	10,0	30,0
Разность ($f - F$)	-0,1	-0,1	+0,2	
Квадрат разности ($f - F$) ²	0,01	0,01	0,04	
Отношение ($f - F$) ² / F	0,001	0,001	0,004	

$$\text{При этом } \chi^2 = \frac{(f - F)^2}{F} = 0,006; \chi^2_{05} = 5,99.$$

Различия между фактическими и теоретическими ожидаемыми частотами несущественны ($\chi^2_{\text{факт.}} 0,06 < \chi^2_{05} 5,99$), H_0 не отвергается. Следовательно, в любом случае у трехгеномной гексаплоидной мягкой пшеницы величина количественного показателя определяется вкладами трех феномов (значений показателя для каждого генома) (трехфеномный уровень проявления признака; у двухгеномного тетраплоида — соответственно двухфеномный уровень). Уменьшение количественного показателя на $1/3$ у тетраформы $AABB$ (тетраплоида) сопровождается ее качественным преобразованием (фенотипически она напоминает компактную пшеницу). Таким образом, зная трехфеномный уровень проявления количественных признаков у трехгеномной (гексаплоидной) мягкой пшеницы *T. aestivum*, всегда можно вычислить вклад одного диплоидного генома (феном).

Уменьшение тех же количественных показателей у макромутантов *T. spelta* $AABBDD$, *T. compactum* $AABBDD$, *T. sphaerococcum* $AABBDD$ по

сравнению с исходной *T. aestivum* AABBDD, по-видимому, связано с отсутствием вклада одного из трех диплоидных геномов. Однако в отличие от тетраплоида здесь имеет место подавление вклада диплоидного генома, поскольку при фактическом снижении количественных показателей на $1/3$ эти видеообразцы имеют такой же геномный состав, как мягкая пшеница.

По данным А.В. Пухальского и И.Л. Максимова, после хронического γ -облучения из *T. spelta* выщепилась мягкая пшеница (15). У пшеницы вида *T. kiharae*, который является гомологом *T. spelta*, после воздействия на семена супермутагеном нитрозометилмочевиной получена форма, морфологически идентичная мягкой пшенице, — полный гомолог *T. aestivum* L. (16, 17); по зерновой продуктивности он на $1/3$ превосходит исходную спельтоидную форму *T. kiharae* (18) (то есть фактически осуществлен ресинтез мягкой пшеницы).

О существенных морфологических изменениях у спельтоидных, компактоидных и сферококкоидных макромутантов сообщали многие исследователи, причем отмечалось, что один ген не может вызывать столь значительный фенотипический эффект (цит. по 5). Было высказано предположение (19), что локус *S*, как и локусы *Q* и *C*, определяющие фенотипические различия между *T. aestivum* и *T. sphaerococcum*, *T. spelta*, *T. compactum*, представляют собой блоки тесно сцепленных генов. Поэтому выводы о возможном контроле этих изменений на уровне диплоидного генома как дискретной генетической единицы не оригинальны. Мы объясняем макромутационные превращения, исходя из положения, что у изучаемых форм признаки контролируются диплоидными геномами AA, BB, DD, входящими в состав полигенома. Тогда возвратные макромутации $T. sphaerococcum \leftrightarrow T. aestivum$, а также получение мягкой пшеницы из спельты могут быть обусловлены не столько воздействием генов или блоков генов, сколько возможными переходами в доминантное или рецессивное состояние тех или иных диплоидных геномов, входящих в состав полигенома у этих видов пшеницы.

По данным В.Д. Кобылянского, карликовость у ржи и шарозерной пшеницы *T. sphaerococcum* контролируется одними и теми же подобными генами, которые аналогичным образом вызывают укорачивание органов растений (20). Многочисленные попытки селекционеров, использовавших в гибридизации шарозерную пшеницу (сферококкоидную, или карликовую) для создания мягкой пшеницы, сочетающей крупный длинный колос с крупным шаровидным зерном и короткой, как у шарозерной пшеницы, соломиной, не увенчались успехом. То же наблюдали при гибридизации карликовой ржи с нормальными высокорослыми и крупнозерными сортами: из 900 растений в F_2 ни у одного не обнаружили сочетания короткостебельности с формой и размером колоса, свойственным высокостебельным отцовским сортам. Признаки и свойства карликовости (небольшая высота растения, мелкое зерно, меньший размер других органов) у ржи и сферококкоидной пшеницы наследуются моногенно (20). Одновременное снижение большого числа признаков, определяющих карликовость, вряд ли может контролироваться одним геном. Скорее всего признак карликовости наследуется как единое целое, но контролируется множеством генов, составляющих одну большую генетическую единицу — «моноген». В качестве такой единицы в определенных обстоятельствах может выступать диплоидный геном, который на $1/3$ контролирует проявление признака у гексаплоида. Именно такие изменения сопровождают макроэволюционные преобразования форм пшеницы. Возможно, в генотипе полиплоидных полигеномным растений диплоидный геном ($2n = 2x = 14$) представляет собой целостную генетическую единицу, и для значительных видовых преобразований необходимо участие как минимум большинства генов, входящих в

его состав. Это также осложняет получение желаемого сочетания качеств при гибридизации. Однако у таких видов пшеницы можно попытаться реализовать вклад диплоидного генома в целом, что было сделано при получении полного гомолога мягкой пшеницы. Относительно недавно аналогичные макромутационные изменения при помощи колхицина осуществлены у шарозерной пшеницы сорта Шарада, когда при сохранении ее морфологических особенностей на $1/3$ увеличились продукционные характеристики по сравнению с исходной формой (21). Последнее служит важным подтверждением контроля сложных количественных признаков на уровне диплоидного генома как целостной генетической единицы.

Возникновение из мягкой пшеницы спельтоидных, компактоидных и сферококкоидных макромутантов с комплексом четко выраженных признаков связано, по-видимому, с отсутствием в их фенотипе вклада одного из трех элементарных диплоидных геномов. Поэтому у них наряду с качественными отличиями количественные показатели примерно на $1/3$ ниже, чем у исходной мягкой пшеницы. Если же разница оказывается значительно больше или меньше, чем на $1/3$, то, вероятно, у выщепляемых макромутантов признаки, характеризующие спельтоидность, компактоидность и сферококкоидность, проявляются либо «избыточно», либо, наоборот, «недостаточно». В таком случае нужно учитывать, насколько качественные преобразования сопровождаются соответствующими количественными изменениями. Например, у мягкой пшеницы *T. aestivum* A^uBD масса зерна с колоса составляла 1,8 г, у полученных из нее спельтоидных форм Spelta безостая (A^uBD), Спельтоид безостый (A^uBD), Spelta compactum (A^uBD) — соответственно 1,2; 1,3 и 1,7 г (22). Наибольшим сходством с *T. spelta* L. обладает Spelta безостая, тогда как Spelta compactum по количественным показателям фактически соответствует исходной мягкой пшенице. Первому утверждению соответствует и выявляемый двухфеномный тетрапloidный характер проявления признака массы зерна с колоса у формы Spelta безостая. С учетом трехгеномной природы исходной гексапloidной мягкой пшеницы рассчитанная доля вклада одного из трех диплоидных геномов в проявление признака $1,8 \text{ г} : 3 = 0,6 \text{ г}$. Этой же величине равна разность между соответствующим показателем у исходной мягкой пшеницы и формы Spelta безостая ($1,8 \text{ г} - 1,2 \text{ г} = 0,6 \text{ г}$). То есть показатель у гексапloidной мягкой пшеницы — $0,6 \text{ г} + 0,6 \text{ г} + 0,6 \text{ г} = 1,8 \text{ г}$, тогда как у Spelta безостая — $0,6 \text{ г} + 0,6 \text{ г} = 1,2 \text{ г}$. Отметим, что чем ближе по морфологическим характеристикам выщепляемая форма к спельте, сферококкуму, компактуму, тем четче (в пределах $1/3$) снижается значение показателей для соответствующего сложного количественного признака по сравнению с таковыми у исходной мягкой пшеницы. Можно полагать, что формы, не отвечающие этому критерию, не имеют эволюционной перспективы и в дальнейшем элиминируются, в то время как из близких к указанным стандартам в дальнейшем получаются образцы спельты, сферококкума и компактума. Здесь наблюдается сходство с формообразовательным процессом у гибридов мягкой и твердой пшеницы, когда промежуточные формы с 35 хромосомами со временем элиминируются и остаются, как правило, те, которые по числу хромосом и морфологии колоса тождественны или близки к мягкой или твердой пшенице.

Как оказалось, у *T. spelta*, *T. sphaerococcum* и *T. compactum* проявление таких сложных количественных признаков, как площадь флагового листа и масса зерна с колоса, также осуществляется на двухфеномном уровне. Мы сравнили показатели у спельтоидного вида *T. kiharae*, полученного из него полного гомолога — сорта Рассвет 1 и видеообразцов *Triticum* (табл. 2). В первый год испытаний показатели для диплоидного вида *T. taponcoccum* служили феномогеномными маркерами при оценки выяв-

ляемых феномов.

2. Двух- и трехфеномный уровень проявления сложных количественных признаков у гексаплоидных видеообразцов пшеницы (Ростовская обл.)

Генотип	Геном	Уровень проявления признака	Площадь флагового листа, см ²		Масса зерна с колоса, г		Белок, %
			2005	2006	2005	2006	
<i>T. spelta</i>	A ^u BD	2ф	19,8	20,3	1,33	1,12	
<i>T. kiharae</i>	A ^b GD	2ф	21,4	18,4	1,37	1,08	22,5
<i>T. aestivum</i> TM (полный гомолог из <i>T. kiharae</i>), сорт Рассвет 1	A ^b BD	3ф	32,3	28,0	2,23	1,68	14,4
<i>T. aestivum</i> , сорт Юбилейная 100	A ^u BD	3ф	—	29,4	—	1,84	15,0
<i>T. aestivum</i> , сорт Красота	A ^u BD	3ф	—	29,3	—	1,67	15,4
<i>T. sphaerococcum</i> , сорт Шарада	A ^u BD	2ф	18,9	21,0	1,47	1,21	18,8
<i>T. compactum</i> №1	A ^u BD	2ф	—	20,0	—	1,05	22,9
<i>T. compactum</i> № 2	A ^u BD	2ф	—	16,2	—	1,01	—
<i>T. monosaccum</i>	A ^b	1ф	11,6	—	0,69	—	—
HCP ₀₅			1,7	3,9	0,67	0,19	

Приимечание. HCP₀₅ между *T. kiharae* и полным гомологом; ф — феном (количественное значение показателя, равное вкладу диплоидного генома в проявление соответствующего признака). Прочерки означают, что образцы в этот год не использовали.

Площадь флагового листа у полного гомолога на $1/3$ превышала исходную у *T. kiharae*. Так, в первый год вклад диплоидного генома у трехгеномного полного гомолога равнялся $32,3 \text{ см}^2 : 3 = 10,8 \text{ см}^2$. Соответственно у *T. kiharae* уровень проявления признака определяется как $21,4 \text{ см}^2 : 10,8 \text{ см}^2 = 1,98 (\approx 2)$. Исходя из двухфеномного уровня проявления признаков у *T. kiharae*, ожидаемую площадь флагового листа рассчитываем как $10,8 \text{ см}^2 \times 2 = 21,6 \text{ см}^2$, что совпало с наблюдаемой в 2005 году ($21,4 \text{ см}^2$) (см. табл. 2). То же оказалось справедливо для массы зерна с колоса (см. табл. 2). Показатели сферококкоидной пшеницы и двух образцов компактумов также близки к таковым у *T. kiharae*, следовательно, и для этих видов характерен двухфеномный тетраплоидный уровень проявления признаков.

У сортов гексаплоидной мягкой пшеницы Юбилейная 100, Красота и полного гомолога (сорт Рассвет 1) значения количественных показателей совпадали, что подтверждает их одинаковый трехфеномный гексаплоидный статус. У диплоидного образца *T. monosaccum*, использованного в качестве феномогеномного маркера, количественные показатели соответствовали расчетному вкладу диплоидного генома в проявление признаков у полиплоидных форм: у *T. monosaccum* площадь флагового листа $11,6 \text{ см}^2$ при вкладе одного диплоидного генома у гексаплоидного полного гомолога $10,8 \text{ см}^2$, масса зерна с колоса — соответственно 0,69 и 0,74 г.

Обращает на себя внимание тот факт, что содержание белка у сортов мягкой пшеницы Красота, Юбилейная 100 и полного гомолога — сорта Рассвет 1 с трехфеномным уровнем проявления признаков значительно ниже, чем у образцов с двухфеномным уровнем.

Достоверность проведенного нами сравнительного анализа обеспечивало использование генетически родственных образцов — *T. kiharae* и полученного из него полного гомолога. В других случаях для корректного сравнения желательно подбирать образцы в тождественных гомологических рядах. Достаточно подробно этот вопрос рассматривался ранее (13).

Мы продолжили изучение формирования сложных количественных признаков, сопоставив соответствующие показатели у сферококкоидной пшеницы сорта Шарада и участвовавшей в его создании мягкой пшеницы сорта Обрий, что обеспечивало генетическую чистоту проводимого анализа. Кроме того, в эксперименте использовали сорт Рассвет 1 как гексаплоидную пшеницу с трехфеномным уровнем проявления сложных количественных признаков. Опыты выполняли на разных полях и при резких различиях в условиях возделывания: на одном поле тестировали сорта Рассвет 1 и Шарада

при оптимальных сроках посева, на другом — сорт Обрий при значительно более поздних сроках посева (по техническим причинам) и тот же сорт Шарада. Тем не менее типичные величины, соответствующие двух- и трехфеномному формированию показателей (разница $\approx 1/3$) для анализируемых сложных количественных признаков, четко прослеживаются и в этих исследованиях. Так, на первом поле (1-й опыт) площадь поверхности флагового листа у сортов Рассвет 1 и Шарада составила соответственно 29,2 и 20,3 см², на втором (2-й опыт) у сортов Обрий и Шарада — 8,9 и 6,0 см² (НСР₀₅ по опытам соответственно 4,4 и 1,2 см²). Исходя из трехфеномного уровня у мягкой пшеницы (в том числе у сорта Обрий), вклад диплоидного генома определяем как $8,90 \text{ см}^2 : 3 = 2,97 \text{ см}^2$. На основании этого уровень проявления признака у сорта Шарада рассчитываем как $6,00 \text{ см}^2 : 2,97 \text{ см}^2 = 2,02 (\approx 2)$. Аналогичные результаты получаем для сорта Рассвет 1.

Продукционные показатели в целом также согласуются с представлениями о двух- и трехфеномном уровне проявления признаков у сортов гексапloidной пшеницы (табл. 3).

3. Продукционные показатели у изучаемых гексапloidных сортов пшеницы (Ростовская обл., 2007 год)

Сорт	Масса 1000 семян, г		Продуктивность колоса					
			число, шт.				масса зерна, г	
	1-й опыт	2-й опыт	колосков	зерновок	1-й опыт	2-й опыт	1-й опыт	2-й опыт
Рассвет 1	37,6		18,3		49,0		1,90	
Обрий		31,0		16,8		27,0		0,81
Шарада	26,0	23,0	19,5	16,9	45,6	20,0	1,20	0,50
			HСР ₀₅		4,5	6,5	0,20	0,20

П р и м е ч а н и е. 1 и 2 — опыты, проведенные на разных полях. Пропуски означают, что в сравниваемую пару сорт не включали.

Следует подчеркнуть, что не все количественные показатели изменились сходным образом. Так, число колосков в колосе у сферококкоидной пшеницы сорта Шарада и сортов мягкой пшеницы не различалось. Небольшими оказались различия по числу зерен с колоса. В то же время выявленные ранее двух- и трехфеномные различия между образцами мягкой и сферококкоидной пшеницы наиболее полно проявлялись по такому сложному количественному признаку, как масса зерна с колоса, — 0,31 г, или 38 % между сортами Обрий и Шарада, то есть несколько больше ожидаемых 33 %. По массе 1000 зерен разница составила 26 %, что меньше 33 %. Недостаточная крупность семян у сорта Обрий компенсируется их большим числом (27 против 20) и, соответственно, большей массой зерна с колоса (на 38 %) (см. табл. 3). Величина фенома по массе зерна с колоса у сорта Обрий равняется $0,81 \text{ г} : 3 = 0,27 \text{ г}$, у сорта Шарада (с учетом двухфеномного статуса) — $0,50 \text{ г} : 2 = 0,25 \text{ г}$. Это значения одного порядка, что, безусловно, подтверждает трехфеномный гексапloidный уровень проявления признаков у мягкой и двухфеномной тетрапloidной пшеницы (см. табл. 3). Примерно такие же различия наблюдаются между сортами Рассвет 1 и Шарада.

Отметим, что масса зерна с колоса как комплексный показатель обусловлена проявлением относительно простых количественных признаков — числа колосков, числа зерновок и массы зерновки. Простой показатель — число колосков в колосе при добавлении очередных диплоидных геномов не может увеличиваться кратно числу последних (например, если у диплоидов 20 колосков, то у гексапloidов — 60 и т.д.). Однако растение стремится компенсировать такое ограничение изменениями других признаков: возрастает число зерновок в колоске и их масса. В свою очередь, и эти ресурсы простых количественных признаков ограничены: с увеличением

массы зерновки при полиплоидизации, как правило, снижается их число и наоборот. В то же время результирующий сложный количественный признак (масса зерна с колоса), сформированный на основе простых, имеет более высокий потенциал варьирования, и вклады геномов четче проявляются именно в отношении комплексных показателей, тогда как для простых количественных признаках отследить их крайне затруднительно (см. табл. 3).

Рассмотрим другие количественные признаки — длину и ширину флагового листа у полипloidной пшеницы. Рост соответствующих показателей также не удается линейно связать с «дозами» геномов: если и возможно, что у тетраплоида по сравнению с диплоидом длина листовой пластинки увеличится вдвое, то последующее увеличение этого показателя у гексаплоида на треть по сравнению с тетраплоидом маловероятно. Площадь поверхности флагового листа определяется его длиной и шириной, и по этому сложному количественному признаку выявить вклады диплоидных геномов намного легче, о чем свидетельствуют наши данные. Однако для более высоких уровней пloidности, вероятно, и этот показатель окажется недостаточно комплексным для оценки вклада геномов, и далее можно перейти к определению объема листа, обусловленному тремя переменными (длина, ширина и толщина). Неодинаковая реакция на удвоение числа хромосом для различных количественных признаков обнаружена у растений одного сорта (23): при полиплоидизации одни показатели возрастили, другие не изменились, третьи уменьшились.

Таким образом, образование из мягкой пшеницы макромутантов, имеющих четко выраженный комплекс признаков спельтоидных, компактoidных и сферококкоидных форм, связано с подавлением вклада диплоидного генома. Как уже отмечалось, принцип макромутантных превращений можно экстраполировать и на существующие виды (24). С учетом феномного уровня формирования сложных количественных признаков, связанного с проявлением или отсутствием вкладов диплоидных геномов в контроль признака, целесообразно представлять их геномные формулы следующим образом: для *T. aestivum* *QQccSS* — *AABBDD*, для *T. spelta* *qqccSS* — *DDAABb*, для *T. compactum* *QQCCSS* — *AABDdb* и для *T. sphaerococcum* *QQccss* — *VBAADad* (соответственно принятые и предлагаемые). Из предлагаемых обозначений понятно, что у *T. spelta*, *T. compactum* и *T. sphaerococcum* в рецессиве вклад одного из трех диплоидных геномов. Кроме того, рецессивное или доминантное состояние тех или иных геномов в составе полигенома соответствующего вида в какой-то степени отражает его морфологические особенности. Действительно, некоторые исследователи (25, 26), получив спельтоидные тетраплоиды *DDAA* при скрещивании *Ae. tauschii* (геном D) с диплоидными формами пшеницы — *T. urartu* (*A^u*) и *T. boeticum* (*A^b*), отмечали их большое сходство с гексаплоидным видеообразцом *T. spelta* и пришли к мнению, что для получения пшеницы спельтоидного типа наличие генома B не имеет значения. Более того, у спельтоидных форм довольно сильно проявлялись свойства *Ae. tauschii* (именно доминирование свойств генома DD отражено в предложенной геномной формуле спельты). Преобладание «пшеничного» начала у *T. compactum* не вызывает сомнения, несмотря на снижение некоторых количественных показателей. Для этого вида также характерно определенное сходство с тетраформами *AABB*, чему мы придавали первостепенное значение, выбирая сочетание геномов для характеристики морфоструктурных особенностей. Аналогичным образом можно объяснить геномную формулу, предлагаемую для *T. sphaerococcum*.

Выявленные морфоструктурные особенности *T. spelta*, *T. compactum* и *T. sphaerococcum* позволяют оценить перспективы их наиболее рационального и эффективного использования. Так, с учетом резкого скачкообразного по-

давления экспрессии некоторых производственных признаков в связи с отсутствием доли вклада диплоидного генома несложно объяснить наблюдаемую относительно низкую зерновую продуктивность у этих видообразцов по сравнению с таковой у *T. aestivum*, тогда как содержание белка в зерне (от 15 до 25 % у *T. spelta* и 15-22 % — у *T. compactum* и *T. sphaerococcum*), которое, как уже отмечалось, при снижении производственных показателей, наоборот, возрастает, выше такового у *T. aestivum* (8,8-24,0 % при среднем значении у большей части сортов 12-17 %) (1, 27). У макромутантов с комплексом признаков сферококкоидности высокое содержание белка в зерне относительно показателя у исходной формы мягкой пшеницы стабильно сохранялось во все годы исследований (2). То есть снижение продуктивности у спельтоидных, компактоидных и сферококкоидных макромутантов определяет более высокое содержание белка, чем у исходной мягкой пшеницы.

На плодородных почвах на высоком агрофоне *T. spelta*, *T. compactum* и *T. sphaerococcum* из-за относительно меньшей потенциальной продуктивности не могут составить достойную конкуренцию сортам мягкой пшеницы. По-видимому, с повышением культуры земледелия и развитием хлебопечения эти видообразцы постепенно вытеснялись из районов возделывания. Кроме того, *T. spelta* вследствие доминирования признаков генома D имеет жесткие рыхлые колосья, которые труднее обмолачивать. В то же время голозерные *T. compactum* и *T. sphaerococcum* более скороспелы, устойчивы к полеганию и нетребовательны к почвенным и агротехническим условиям (последнее качество присуще и *T. spelta*). Поэтому сорта компактной пшеницы особенно распространены на севере (в том числе в районах вечной мерзлоты в Якутии, где очень короткое, но достаточно теплое лето). Следует учитывать, что сферококкоидная пшеница обладает многими достоинствами: она служит хорошим улучшителем муки, благодаря шарообразной форме зерна при помоле дает наибольший выход муки и т.д.

Ранее мы выявили трехфеномный уровень проявления количественных признаков у тетрапloidной пшеницы, то есть несовпадение числа феномов и геномов (28), что обнаружилось и у гексапloidной пшеницы. Учет таких особенностей формирования производственных свойств имеет важное значение, поскольку для закрепления гетерозиса предлагается использовать полиплоидию при создании комбинированного генома (29).

Итак, биологические особенности *T. spelta*, *T. compactum* и *T. sphaerococcum* в той или иной степени обусловлены отсутствием вклада (фенома) одного из трех диплоидных геномов (AABBDD) в детерминацию производственных признаков. Поэтому при вовлечении этих видов в селекционный процесс или использовании в производственных целях необходимо учитывать, что у них сложные количественные, в том числе хозяйственno ценные, признаки формируются на двухфеномном тетрапloidном уровне.

ЛИТЕРАТУРА

1. Культурная флора СССР. Т. 1. Пшеница. Л., 1979.
2. Боброва А.В., Валеева Т.М., Дегтярева С.С. и др. Особенности содержания белка и некоторых аминокислот у сферококкоидных и плотноколосых мутантных линий озимой мягкой пшеницы. В сб.: Новые сорта, созданные методом химического мутагенеза. М., 1988: 92-97.
3. Лукяненко П.П., Жогин А.Ф. О некоторых макромутантах озимой пшеницы сорта Безостая 1. Докл. ВАСХНИЛ, 1970, 4: 5-7.
4. Гринwald К. Таксономические мутации, индуцированные у *T. aestivum* L. В сб.: Экспериментальный мутагенез в селекции. М., 1972: 333-347.
5. Макарова С.И., Зоз Н.Н. Индуцированные системные мутации у пшеницы. Генетика, 1965, 2: 113-118.
6. Мак-Кей Дж. Генетические основы систематики пшениц. С.-х. биол., 1968, 3(1): 12-25.
7. Дорофеев В.Ф. Проблемы современной филогении и систематики пшеницы. Вест.

- с.-х. науки, 1969, 3: 25-35.
8. А ф а н а с ь е в П.Д. Наследственные формы и крупность зерна в скрещиваниях *Triticum sphaerococcum* Persiv. × *T. aestivum* L. Сб. науч. тр. по прикл. бот., генет. и сел., 1985, 98: 72-75.
 9. К о н а р е в В.Ф., Г у б а р е в а Н.К., Г а в р и л ю к И.П. и др. Идентификация генома Д у пшениц по глиадину. Вест. с.-х. науки, 1972, 7: 108-114.
 10. Р о м а н о в Б.В. Феноменомика количественных признаков полиплоидной пшеницы. Мат. междунар. науч.-практ. конф. «Состояние и перспективы развития агрономической науки». пос. Персиановский, 2007, т. 1: 163-166.
 11. С т р у н н и к о в В.А. Генетическая инженерия на геномном уровне у тутового шелкопрядца. В сб.: Успехи современной генетики. М., 1988: 3-64.
 12. Р о м а н о в Б.В. Закономерный скачкообразный характер изменения зерновой продуктивности пшеницы при полипloidизации. Докл. РАСХН, 1997, 4: 8-9.
 13. Р о м а н о в Б.В., З е л е н с к а я Г.М. Полиплоидия и продуктивность пшеницы. Пос. Персиановский, 2005.
 14. Д о с п е х о в Б.А. Методика полевого опыта. М., 1985.
 15. П у х а ль с к и й А.В., М а к с и м о в И.Л. О появлении зеленоой окраски зерна у озимой пшеницы. Бюл. ВИР (Л.), 1980, вып. 99: 3-6.
 16. Р о м а н о в Б.В. Новая форма гексаплоидной пшеницы или полный гомолог *T. aestivum* L. Генетика, 1994, 30 (приложения): 133.
 17. Р о м а н о в Б.В. Новая форма гексаплоидной пшеницы — гомолог *T. aestivum* L. Тр. III Междунар. симп. «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования». М.—Пущино, 1999, т. 2: 409-411.
 18. Р о м а н о в Б.В. Изменение признаков корневой системы и продуктивности пшеницы в филогенезе и ее отзывчивость на минеральное питание. Автореф. канд. дис. СПб, 1995.
 19. З о з Н.Н. Сферококкоидные мутанты пшеницы, индуцированные химическими мутагенами. В сб.: Теория химического мутагенеза. М., 1971: 122-125.
 20. К о б ы л я н с к и й В.Д. Рожь: генетические основы селекции. М., 1982.
 21. Р о м а н о в Б.В. Улучшение производственных характеристик шарозерной пшеницы. Вест. РАСХН, 2010, 5: 50-52.
 22. Б у р д е н ю к - Т а р а с е в и ч Л.А. Характер мутационного процесса у озимой пшеницы, вызванного ионизирующим облучением в зоне отчуждения Чернобыльской АЭС. Мат. XI Междунар. симп. «Нетрадиционное растениеводство. Энзимология. Экология и здоровье». Симферополь, 2002: 362-366.
 23. С а ч е н к о В.К. Экспериментальная полиплоидия и геномный эффект. Тез. докл. III съезда ВОГиС им. Н.И. Вавилова. Л., 1977, т. I, ч. 2: 456.
 24. Ш т у б б е Г. О связях между естественными и искусственно полученным многообразием форм и некоторых экспериментальных исследованиях по эволюции культурных растений. Генетика, 1966, 11: 9-30.
 25. Г а н д и л я н П.А., Ш а к а р я н Ж.О., П е т р о с я н Э.А. Синтез новых эммеров (двузернянок) и тетраплоидных спельтоидов и вопросы филогении рода пшеницы. Биологический журнал Армении, 1986, 39(1): 5-15.
 26. Г а н д и л я н П.А., Ш а к а р я н Ж.О. Цигогенетическое исследование амфидиплоида *Triticum boeoticum* Boiss. × *Aegilops tauschii* Goss. (*T. boeoticotau-schicum* Gandil). Цитология и генетика, 1992, 26(2): 3-11.
 27. Пшеницы мира. Л., 1987.
 28. Р о м а н о в Б.В. К вопросу о гекса- и октаплоидном уровне количественных признаков у голозерных тетраплоидных видов пшеницы. С.-х. биол., 2006, 3: 101-108.
 29. Ш у м н ы й В.К. Проблемы генетики растений. Вест. ВОГиС, 2004, 8(2): 32-39.

**ФГОУ ВПО Донской государственный
аграрный университет,**
346493 Ростовская обл., Октябрьский (с) р-н, пос. Персиановский,
e-mail: triticumRBW@mail.ru

*Поступила в редакцию
15 апреля 2008 года*

ABOUT TETRAPLOID LEVEL OF CONTROL OF COMPLEX QUANTITATIVE DETERMINANTS IN HEXAPLOID WHEAT CULTIVARS

B. V. Romanov

S u m m a r y

In soft species of *Triticum spelta* L., *T. compactum* Host. and *T. sphaerococcum* Persiv. the author studied manifestation of complex quantitative determinants on basis of genome—genome approach, when the genome-phenome interrelation are considered similarly to gene—phenome. It was shown, that at identical genome composition (AABBDD) in *T. aestivum* L., *T. spelta* L., *T. compactum* Host. and *T. sphaerococcum* Persiv. , in three last-named cultivars the quantitative determinants are controlled on tetraploid two-phenome level (diploid genome—phenome), that the author suggests to reflect in genomic formulae and take into account in selection and practical work.