

В. В. СВЕТОЗАРОВА

О ВТОРОМ ГЕНОМЕ *TRITICUM TIMORHEEVI* ZHUK.

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 21 III 1939)

Для получения иммунных сортов пшениц с помощью синтетической селекции *Triticum Timorheevi* Zhuk. представляет большой интерес (1). Поэтому очень важно познание филогенетических связей этого стоящего особняком вида с другими видами пшениц.

Пшеница Тимофеева была найдена в 1922 г. в Восточной Грузии и определена, как разновидность дикой двузернянки *Tr. dicoccum dicoccoides* (Körn.) Schulz., с которой ее связывает общность некоторых морфологических признаков (2, 3). В последующем была отмечена культурность ряда признаков *Tr. Timorheevi* (4) и ее промежуточное положение как закавказской *Tr. dicoccoides* между *dicoccoides* сирio-палестинской и *Tr. dicoccum* (5). Наконец в 1928 г. Жуковский выделил ее в самостоятельный вид *Tr. Timorheevi* Zhuk. (6). Этот вид пока локализован только в Западной Грузии (7) и единичная находка его была в Восточной Грузии (2, 3).

Первые же цитогенетические исследования показали обособленное положение нового вида среди 28 хромосомных пшениц (8, 9, 10). Геномный состав *Tr. Timorheevi* был определен как *AAgg* (10) и *AAββ* (11). Таким образом *Tr. Timorheevi* заняла особое положение в системе пшениц, но ее филогенетические связи оставались не вполне ясны.

Мы поставили перед собой задачу изучения этого вопроса, для чего *Tr. Timorheevi* была скрещена с основными видами и разновидностями пшениц и полученные гибриды подверглись морфологическому и цитологическому изучению.

Совершенно неизученными до нас были гибриды *Tr. Timorheevi* с *Tr. dicoccoides* (12). Особый интерес представлял анализ гибридов *Tr. Timorheevi* × *Tr. dicoccoides* Körn. subsp. *armeniacum* Jakubz., ныне выделенный Е. Н. Макушиной в самостоятельный вид *Tr. armeniacum* (Jakubz.) Makusch. (13). Этот интерес обуславливался эндемичностью их для Закавказья и относительным сходством морфологических признаков (19).

Настоящее сообщение посвящено результатам изучения этих гибридов. Существующие две разновидности *Tr. Timorheevi* (*typicum* и *viticulosum*) были скрещены с разновидностями *Tr. dicoccoides* Körn.: *Spontaneonigrum* Flaksb., *jordanicum* Vav. (*proles horanum* Vav.), *arabicum* Jakubz. (*proles judaicum* Vav.), *spontaneum* Jakubz. (*proles incertum* Jakubz.).

Tr. armeniacum (Jakubz.) Makusch. была представлена двумя разновидностями: var. *Tumaniani* Jakubz. и var. *nachitschevanicum* Jakubz.

Таблица 1
% скрещиваемости
родителей

Таблица 2
Плодовитость F_1 *

Количество опыл. цветов	% удачи	Комбинации	Количество колосьев	Количество зерен	В среднем зерен на колос
416	19.8	<i>Tr. Timopheevi</i> × <i>Tr. armeniacum</i> v. <i>Tumaniani</i>	153	44	0.09
472	25.0	<i>Tr. Timopheevi</i> × v. <i>nachitschevanicum</i>	819	94	0.11
470	40.6	<i>Tr. Timopheevi</i> × <i>Tr. dicoccoides</i> v. <i>arabicum</i>	210	47	0.08
213	41.7	<i>Tr. Timopheevi</i> × v. <i>spontaneo-nigrum</i>	485	—	—
532	15.9	<i>Tr. Timopheevi</i> × v. <i>jordanicum</i>	415	33	0.07
366	18.8	» » × v. <i>spontaneum</i>	330	6	0.02

Скрещивания производились в 1936 г. в г. Пушкин. Результаты скрещиваний сведены в табл. 1. Так как заметной разницы между прямыми и обратными скрещиваниями в данных комбинациях не наблюдалось, результаты приведены суммарно. На основании этих данных можно сделать вывод о несколько большей скрещиваемости *Tr. Timopheevi* с *Tr. armeniacum* (в среднем 22.9% удачи), чем с *Tr. dicoccoides* (в среднем 13.7%). Однако *Tr. armeniacum* не представляет в этом отношении исключения. Другие виды 28-хромосомных пшениц показали не меньшую скрещиваемость.

Морфологически гибриды F_1 по ряду признаков были промежуточными, но доминировал общий тип *Tr. dicoccoides*—*Tr. armeniacum*. Пыльники не раскрывались; цветение происходило открыто. При изоляции гибридных колосьев ни одного зерна не было получено; при свободном опылении процент завязывания был крайне незначителен (табл. 2).

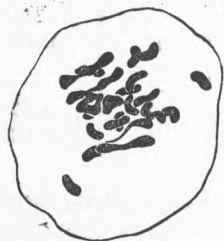
Как и следовало ожидать, мейозис гибридов F_1 *Tr. Timopheevi* × *Tr. dicoccoides* оказался нарушенным. Так, в мейозисе *Tr. Timopheevi* × *Tr. dicoccoides* var. *jordanicum* число бивалентов было 7—10 (чаще 10_{II}). Из этого числа с двумя и более хиазмами было 2_{II}—5_{II}; с одной хиазмой 5_{II}—8_{II} (чаще 6_{II}). Встречались клетки с мультивалентами (фиг. 1). В результате нарушенного мейозиса в клетках тетрад обнаружены микронуклеусы.

Такие же мейотические картины наблюдались в комбинации *Tr. Timopheevi* × *Tr. dicoccoides* var. *spontaneum*. Все это находится в согласии с литературными данными для гибридов *Tr. Timopheevi* с 28-хромосомными пшеницами (10, 11, 12).

Против ожидания мейозис гибридов *Tr. Timopheevi* × *Tr. armeniacum* var. *Tumaniani* оказался резко отличным от мейозиса предыдущих комбинаций. Ни разу мы не находили унивалентов (табл. 3). В таблице приводятся данные лишь для 25 метафаз (полученных с 4 растений в разное время), в действительности мы исследовали их более 100. Как видно из табл. 3, конъюгация хромосом не была нарушена. Количество бивалентов с двумя и более хиазмами колебалась от 8 до 14 (фиг. 2, 3). Всего их было 85.7% от общего количества хромосом. Бивалентов с одной хиазмой было только 6.3% (фиг. 4). Квадривалентов было 8% от общего количества хромосом. Из общего количества метафаз 36% содержали только биваленты с двумя и более хиазмами и 12% содержали 12_{II} с двумя и более хиазмами

* При свободном опылении.

плюс один квадριвалент; в 52% метафаз было от 1 до 3 бивалентов с одной хиазмой. Почти в половине метафаз I (44%) мы находили квадριваленты (в 36% метафаз было по одному квадριваленту и в 12% — по два квадριвалента), причем они часто имели вид замкнутых колец (фиг. 5). В анафазе I отстающих хромосом не было. В очень редких случаях наблюдались хроматиновые мостики. Распределение хромосом в анафазе I было 14+14 и лишь в очень редких случаях 15+13. Второе деление изучить во всех деталях не удалось. По имеющимся картинам, а также судя по образованию совершенно правильных тетрад (без микронуклеусов и микроцитов) можно заключить, что оно протекает нормально. Несмотря на это при морфологическом анализе пыльцы на ацетокарминовых препаратах только



Фиг. 1. — *Tr. Timopheevi* × *Tr. dicoccoides* var. *jordanicum*. Метафаза I. 7II (5 II — с одной хиазмой, 2 II — с двумя и более хиазмами), 14I.



Фиг. 2. — *Tr. Timopheevi* × *Tr. armeniacum* var. *Tumaniani*. Диакинез 14II.



Фиг. 3. — *Tr. Timopheevi* × *Tr. armeniacum* var. *Tumaniani*. Метафаза I. 14II, — с двумя и более хиазмами.



Фиг. 4. — *Tr. Timopheevi* × *Tr. armeniacum* var. *Tumaniani*. Метафаза I. 10II — с двумя и более хиазмами, 2II — с одной хиазмой, 1IV.



Фиг. 5. — *Tr. Timopheevi* × *Tr. armeniacum* var. *Tumaniani*. Метафаза I. 12II — с двумя и более хиазмами, 1IV — кольцом.

единичные пыльцевые зерна давали нормальную окраску; подавляющая масса пыльцы была полностью деформирована и пустой.

Таблица 3

Конъюгация хромосом в метафазах гетеротипического деления F_1 *Tr. Timopheevi* × *Tr. armeniacum*

Материнских клеток пыльцы	Количество бивалентов с одной хиазмой	Количество бивалентов с двумя и более хиазмами	Количество квадριвалентов
9	—	14	—
3	—	12	—
2	1	11	1
2	1	9	2
2	1	13	—
2	2	12	—
2	2	10	1
1	2	8	2
1	3	11	—
1	3	9	1

Без особых отличий протекает мейозис гибридов *Tr. Timopheevi* × *Tr. armeniacum* var. *nachitschevanicum*. Здесь мы лишь чаще встречали метафазы с двумя квадριвалентами.

Имеются только единичные литературные данные, посвященные вопросу стерильности пыльцы у гибридов с ненарушенной конъюгацией и правильным распределением хромосом по полюсам. Можно предполагать следующие причины, обуславливающие стерильность: 1) невозможность взаимозамещения хромосом в гаметах вследствие сильной дивергенции скрещиваемых форм в результате генных изменений или же структурных преобразований хромосом [ср. ¹⁴]; 2) проявление действия комплиментарных генов в новом генотипе (¹⁵).

В нашем случае скорее всего можно предположить, что нежизнеспособность гамет есть результат взаимозаменимости хромосом одного вида хромосомами другого. Решить вопрос об отсутствии генов стерильности можно будет после получения амфидиплоида.

Наличие в мейозисе квадрилвалентов говорит о том, что в эволюции *Tr. Timopheevi* и *Tr. armeniacum* имели определенное значение реципрокные транслокации между негомологичными хромосомами. Можно предположить, что именно эти транслокации послужили началом для дальнейшей дивергенции видов; транслокации могли создать такие генетические условия, при которых несмотря на относительную близость видов скрещивание их приводит к стерильности.

Как уже указывалось, даны две формулы геномного состава *Tr. Timopheevi* $AAg\beta$ (10) и $AA\beta\beta$ (11). Последняя формула предполагает, что второй геном $\beta\beta$ есть лишь модификация генома BB твердых пшениц. Это делается на основании наличия в мейозисе гибридов *Tr. Timopheevi* с *Tr. durum* и *Tr. persicum* до $10_{II}-12_{II}$, из которых только $2_{II}-3_{II}$ с двумя хиазмами.

Нам кажется неверным такое заключение по следующим соображениям. Имеются данные, говорящие об аутосиндезе у *Triticum* (16, 17, 18). Однако это никому не дает оснований называть три пшеничных генома модификацией одного и того же; это может говорить только о вообще полиплоидной природе пшениц. Конъюгацию некоторых хромосом второго генома *Tr. Timopheevi* с хромосомами *Tr. durum* и *Tr. persicum* мы считаем возможным рассматривать как явление примерно того же порядка, т. е. говорящее лишь о далекой филетической связи этих двух геномов, но никак не больше.

Помимо этого за необходимость выделения особого генома у *Tr. Timopheevi* говорит и сопоставление мейозиса гибридов *Tr. Timopheevi* \times 28-хромосомные пшеницы с мейозисом гибридов *Tr. armeniacum* \times 28-хромосомные пшеницы (13). Картины мейозиса этих гибридов показывают примерно одинаковые неправильности и одинаковый процент стерильной пыльцы. В то же время мейозис у гибридов *Tr. Timopheevi* \times *Tr. armeniacum* протекает, как мы видели, без заметных нарушений. Если к этому прибавить некоторую морфологическую общность обоих видов и эндемичность их для Закавказья (19), то при современном состоянии знаний о причинах конъюгации нельзя не сделать вывода о гомологичности геномов *Tr. Timopheevi* \times *Tr. armeniacum*. Их геномная формула будет $AAg\beta$. Этот вывод о близости *Tr. armeniacum* и *Tr. Timopheevi* нужно конечно понимать только исторически. При общности геномов эти виды достаточно отличаются друг от друга по морфологическим и хозяйственно-биологическим качествам; *Tr. armeniacum* эндемичен для горно-полупустынных районов Армении и Нахичевани, мест, растительность которых несет черты ксероморфности, а *Tr. Timopheevi* эндемичен для узкого района Западной Грузии с типичной мезафитной растительностью.

Будет ли в дальнейшем второй геном *Tr. armeniacum* рассматриваться, как геном, полностью гомологичный геному *Tr. Timopheevi*, или только как его модификация, нам кажется, что стоящий особняком ряд пшениц, представленный до сих пор лишь одним видом *Tr. Timopheevi* Zhuk. (10), должен быть пополнен новым видом *Tr. armeniacum* (Jakubz.) Makusch. Обособление видов этого ряда шло иными путями, чем у ряда однозернянок, эммеров и *Tr. vulgare*. Здесь дивергенция также не отразилась на степени конъюгации хромосом, но привела к нежизнеспособности гибридных гамет.

Армянское нагорье таит в себе еще немало находок для познания филогении пшениц. Теперь можно с полным основанием утверждать, что именно здесь находится центр формообразования четвертого ряда пшениц.

Лаборатория генетики
Всесоюзного института растениеводства.
г. Пушкин.

Поступило
23 III 1939.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ М. М. Якубцинер, Соц. раст., 11 (1934). ^{2,3} П. М. Жуковский, Зап. научн.-прикл. отд. Тиф. бот. сада, III (1923). ⁴ Е. Столетова, Тр. по прик. бот., ген. и сел., 14, 1 (1934). ⁵ К. А. Фляксбергер, Тр. по прик. бот., ген. и сел., XVI, 3 (1926). ⁶ П. М. Жуковский, Тр. по прик. бот., ген. и сел., XIX, 2 (1928). ⁷ А. Л. Декапрелевич и В. Л. Менабде, Науч.-прикл. отд. Тиф. бот. сада, VI (1929). ⁸ А. Г. Хинчук, Тр. по прик. бот., ген. и сел., XX (1929). ⁹ Н. Kihara, Proc. of the 5th Pacific Sci. Cong., 4 (1933). ¹⁰ F. Lilienfeld u. H. Kihara, Cytologia, 6, 1 (1934). ¹¹ Д. Костов, Тр. Ин-та ген. АН, 11 (1937). ¹² Н. Kihara, Mem. Coll. Agr. Kyoto, Imp. Univ., 41 (1937). ¹³ Е. Н. Макушина, ДАН, XXI, № 7 (1938). ¹⁴ Г. Д. Карпеченко, Теоретические основы селекции, 1 (1935). ¹⁵ М. И. Хаджинов, Тр. по прик. бот., ген. и сел., сер. II, 7 (1937). ¹⁶ J. Yamasaki, Jap. Journ. Bot., VIII, 2 (1937). ¹⁷ Н. Rihara a. Nishiyama, Lab. Genetics Biolog. in Kyoto Imp. Univ., 2 (1928). ¹⁸ В. Н. Лебедев, Явления аутосинтеза в межвидовых гибридах мягкой пшеницы и их значение для проблемы филогенеза пшеницы (1933). ¹⁹ М. М. Якубцинер, Тр. по прик. бот., ген. и сел., сер. V, 1 (1932).