

## РАСПРОСТРАНЕНИЕ АЛЛЕЛЕЙ ГЕНОВ ГИБРИДНОГО НЕКРОЗА В ГЕНОТИПАХ АБОРИГЕННЫХ СОРТОВ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ (*Triticum aestivum* L.) ИРАНА, АФГАНИСТАНА, ПАЛЕСТИНЫ И ТРАНСИОРДАНИИ

© 2019 г. В. А. Пухальский<sup>1, \*</sup>, Е. В. Зуев<sup>2</sup>, Е. Н. Билинская<sup>1</sup>, А. М. Кудрявцев<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, 119991 Россия

<sup>2</sup>Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова  
Российской академии наук, Санкт-Петербург, 190000 Россия

\*e-mail: pukhalsk@vigg.ru

Поступила в редакцию 29.01.2019 г.

После доработки 28.02.2019 г.

Принята к публикации 05.03.2019 г.

Исследовали некротные генотипы аборигенных сортов мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) Ирана, Афганистана, Палестины и Трансиордании. Показано, что по всем географическим регионам преобладали сорта с аллелями генов некроза *Ne1<sup>w</sup>*, *Ne1<sup>m</sup>* и только среди образцов из Афганистана обнаружен аллель *Ne1<sup>s</sup>*. Наличие аллеля *Ne1<sup>s</sup>* может служить свидетельством того, что основой возникновения гексаплоидной мягкой пшеницы послужила спонтанная гибридизация *T. durum* с *Ae. squarrosa*. Зона “не носителей” (генотип *ne1ne1ne2ne2*) практически охватывает все изучавшиеся нами регионы. Среди сортов Ирана они составили 77.8%, сортов Афганистана – 80.8%, Палестины – 92.9% и Трансиордании – 80.0%. При этом сортов с генотипом *ne1ne1ne2ne2* больше встречается среди яровых форм.

**Ключевые слова:** комплементарные гены, гибридный некроз, мягкая пшеница, *Triticum aestivum* L., сила аллелей.

**DOI:** 10.1134/S0016675819080113

Наиболее распространенным в мировом земледелии видом пшеницы является *Triticum aestivum* L. (геном AABBDD,  $2n = 42$ ). Как свидетельствуют археологические находки, начало возделывания этого вида человеком относится к периоду 5000–3000 лет до нашей эры [1, 2 и др.]. Центр происхождения мягкой пшеницы, как и ее введение в культуру, находится в Передней Азии за пределами Дуги Плодородия [3]. Это объясняется тем, что донор генома D – *Aegilops squarrosa* не произрастал в пределах Дуги Плодородия. Поэтому спонтанная гибридизация данного эгилопса с диким тетраплоидом исключалась [3]. В связи с тем, что не найден дикорастущий гексаплоидный аналог *T. aestivum*, считают, что геном АВ мягкой пшеницы принадлежал одной из культурных форм тетраплоидной пшеницы, распространенных земледельцами в регионах за пределами Дуги Плодородия – Северный Иран, Средняя Азия, Закавказье [1, 4]. Это могли быть или *T. durum* Desf., или *T. dicoccum* (Schrank) Schuebl., перемещавшиеся вместе с земледельцами в эпоху после неолита. Эта версия хорошо подтверждается геномным анализом, показавшим происхождение

*T. aestivum* от гибридизации тетраплоидной пшеницы (геном АВ) с *Aegilops tauschii* Coss. (синоним *Ae. squarrosa*) [5, 6]. Однако до сих пор не ясен вопрос, какой из видов гексаплоидов – *T. aestivum* или *T. spelta* – был первичным. Так, Фляксбергер [1] создал схему филогении пшениц, в которой указывает, что мягкая пшеница произошла от спонтанного скрещивания твердой пшеницы с одним из видов эгилопса, а затем мягкая пшеница дала начало спельте. В настоящее время большинство исследователей придерживаются точки зрения, что вначале в результате спонтанных гибридизаций и полиплоидизаций образовалась гексаплоидная форма пшеницы, подобная *T. spelta*. Затем произошло мутирование генов *q* и *Tg*, приведшее к появлению гексаплоидных форм с генотипом *QQgtg*, детерминирующим легкий обмолот [7–9]. Это хорошо подтверждается и тем, что искусственный синтез *T. aestivum* при скрещивании *T. durum* с *Ae. squarrosa* всегда приводит к получению спельтоидоподобных форм [10]. При этом не имеет значения, являлась ли тетраплоидная форма пленчатой или голозерной.

Присоединение генома D к тетраплоидной форме привнесло в ее генотип дополнительный комплекс генов, значительно повысивших приспособляемость возникшего гексаплоида к условиям произрастания. Это, а также легкий обмолот у гексаплоида определили уникальную скорость введения его в культуру как в центре происхождения — Передняя Азия, так и в прилегающих регионах Азии и Европы задолго до каменного века [1].

Естественно, что к настоящему времени стародавние местные пшеницы, собранные в генетических банках, не являются полным отражением первичных форм в момент их окультуривания. Однако значительный интерес представляет изучение их генотипов в связи со временем сборов, сохранностью в генетических банках и отражением предполагаемых первичных генотипов, а также уточнением вероятных направлений распространения гексаплоидной пшеницы по отдельным регионам.

Одним из эффективных инструментов мониторинга генотипов пшеницы являются гены гибридного некроза [11–14]. Эти гены, относящиеся к группе генов гибридной летальности, взаимодействуют по комплементарному принципу [15]. Оба гена локализованы в геноме В: ген *Ne1* на хромосоме 5BL, а ген *Ne2* на хромосоме 2BS [16–18]. Для генов *Ne1* и *Ne2* описано три одинаковых аллеля: *w* (weak), *m* (moderate), *s* (strong), а для гена *Ne2* еще два аллеля промежуточной силы — *wm* (moderately weak) и *ms* (moderately strong) [19–21]. Растения пшеницы могут иметь генотипы *Ne1Ne1ne2ne2* (носитель гена *Ne1*), *ne1ne1Ne2Ne2* (носитель гена *Ne2*) и *ne1ne1ne2ne2* (не носитель). Все три генотипа характеризуются нормально развивающимися растениями. При скрещивании растений первых двух генотипов в первом поколении, генотип растений которого *Ne1ne1Ne2ne2*, наблюдается или летальность, или сублетальность растений с различной степенью угнетения развития растений. Это зависит от силы аллелей, объединившихся в зиготе.

Настоящее сообщение посвящено нашим исследованиям филогенетических связей аборигенных сортов мягкой пшеницы Ирана, Афганистана, Палестины и Трансиордании на основе изучения их некрозных генотипов.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для исследований послужили образцы мягкой пшеницы, полученные из коллекции Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР, УНУ<sup>1</sup>). Были изучены генотипы 90 образцов: 18 из Ирана, 14 из Палестины, 6 из Трансиордании и 52 из

Афганистана (экспедиционные сборы 1916–1926 гг.). В качестве тестеров использовали сорта яровой мягкой пшеницы Marquillo (генотип *Ne<sup>1s</sup>Ne<sup>1s</sup>ne2ne2*), Балаганка, Мисс, Грани и Тризо (генотип *ne1ne1Ne2<sup>s</sup>Ne2<sup>s</sup>*) и озимой мягкой пшеницы Felix, Co725082 (генотип *Ne<sup>1s</sup>Ne<sup>1s</sup>ne2ne2*), Berthold (*ne1ne1Ne2<sup>m</sup>Ne2<sup>m</sup>*), Мироновская 808, Немчиновская 52, Ырсай (генотип *ne1ne1Ne2<sup>ms</sup>Ne2<sup>ms</sup>*). Скрещивания проводили в полевых условиях твел-методом с изоляцией колосьев. Степень гибридного некроза в F<sub>1</sub> определяется комплементарным взаимодействием различных по силе аллелей генов *Ne1* и *Ne2*. Проявление же степени некроза и на этой основе силу аллелей у гибридов первого и второго поколений выявляли на разных стадиях онтогенеза растений в полевых условиях, используя критерии [20].

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные исследования показали следующее.

**Иран.** Из 18 образцов мягкой пшеницы Ирана, изучавшихся нами, 11 (61.1%) были яровыми формами, а 7 (38.9%) — полуозимыми. При этом образцы к-07245, к-14317, к-14333 являются сортами-популяциями, состоящими из двух разновидностей. Сборы 1916 г. были проведены Н.И. Вавиловым, в 1925 г. в районе г. Хой — П.М. Жуковским, остальные сборы 1925 и 1927 гг. были сделаны Е.Г. Рейнике-Черняковской. Пшеница была собрана из пяти останов. Из этой совокупности (табл. 1) носителями гена *Ne1* были образцы к-10614 (*Ne1<sup>w</sup>*), к-22498 (*Ne1<sup>m</sup>*), к-23113 (*Ne1<sup>m</sup>*), к-2311 (*Ne1<sup>m</sup>*), что составляло 22.2%. Остальные образцы (77.8%) являлись “не носителями” (генотип *ne1ne1ne2ne2*). Подобное соотношение носителей и не носителей генов гибридного некроза хорошо согласуется с гипотезой Фляксбергера [1] о Иране, как центре происхождения мягкой пшеницы, а Средней Азии — как первичном ареале ее разнообразия. Одновременно это подтверждается и силой аллелей генов некроза: *w* (25%) и *m* (75%), так же как в нашей более ранней работе [14] по изучению некрозных генотипов у местных сортов мягкой пшеницы среднеазиатских республик бывшего СССР, число сортов с аллелем *w* составляло 28.9%, а с аллелем *m* — 71.1%, что практически идентично.

**Афганистан.** Как можно видеть из табл. 2, из 52 изучавшихся образцов мягкой пшеницы 39 (75%) представлены яровыми формами, а 13 (25%) — полуозимыми. При этом среди яровых форм восемь образцов (к-12390, к-12460, к-12484, к-12485, к-12592, к-12596, к-12599, к-12616) являлись сортами-популяциями, состоящими из двух, трех и четырех разновидностей, а среди полуозимых форм только образец к-12385 представлял сорт-

<sup>1</sup> УНУ — уникальная научная установка, регистрационный номер USU\_505851.

Таблица 1. Некрозные генотипы образцов местных форм мягкой пшеницы Ирана

Образец	Разновидность	Образ жизни	Год сбора	Место сбора	Некротный генотип*
к-07245	erythrosperrum, ferrugineum	Яровой	1916	—	<i>ne lne2</i>
к-10614	erythrosperrum	Полуозимый	1916	—	<i>Ne1<sup>m</sup>ne2</i>
к-10678	erythroleucum	Яровой	1916	—	<i>ne lne2</i>
к-13491	albidum	Полуозимый	1925	Остан Азербайджан Западный, район г. Хой	<i>ne lne2</i>
к-13491	»	»	1925	То же	<i>ne lne2</i>
к-13493	»	»	1925	»	<i>ne lne2</i>
к-13494	»	Яровой	1925	»	<i>ne lne2</i>
к-13499	alborubrum	Полуозимый	1925	»	<i>ne lne2</i>
к-14317	erythroleucum, erythrosperrum	Яровой	1925	Остан Систан и Белуджи- стан, сел. Бунджар	<i>ne lne2</i>
к-14331	erythrosperrum	»	1925	Остан Хорасан-Разави, сел. Теймурабад	<i>ne lne2</i>
к-14333	erythroleucum, ferrugineum	»	1925	Остан Хорасан-Разави, сел. Хагаи	<i>ne lne2</i>
к-14335	ferrugineum	Полуозимый	1925	Остан Хорасан-Разави, сел. Гуляр	<i>ne lne2</i>
к-14371	erythroleucum	Яровой	1925	Остан Хорасан-Разави, между Турбет Хейдаре и Шерифабадом	<i>ne lne2</i>
к-21776	erythrosperrum	Полуозимый	1925	Остан Хорасан-Разави, сел. Пули Хатум	<i>ne lne2</i>
к-22497	erythroleucum	Яровой	1927	Остан Фарс, район г. Марв-Дашт	<i>ne lne2</i>
к-22498	graecum	Полуозимый	1927	Остан Фарс, район, г. Ковар	<i>Ne1<sup>m</sup>ne2</i>
к-23111	erythrosperrum	Яровой	1927	Остан Керманшах, г. Бахтаран (Керманшах)	<i>Ne1<sup>m</sup>ne2</i>
к-23112	»	»	1927	То же	<i>ne lne2</i>
к-23113	graecum	Полуозимый	1927	»	<i>Ne1<sup>m</sup>ne2</i>

\* Здесь и в других таблицах показан гаплоидный генотип.

популяцию, состоящую из двух разновидностей. Местные сорта представлены из 18 вилайатов. Все образцы были собраны Н.И. Вавиловым в 1924 г. Носителями гена *Ne1* гибридного некроза среди яровых форм являлись образцы к-12422, к-12607, к-12608, к-12660 и сорт-популяция к-12390, состоящая из двух разновидностей. Среди полуозимых форм носителями гена *Ne1* были сорт-популяция, состоящая из трех разновидностей, и формы к-12385, к-12483, к-12749 и к-12830. В генотипе сорта к-12739 был установлен ген *Ne2<sup>m</sup>*. 42 сорта, что составило 80.8%, являлись «носителями» и имели генотип *ne lne lne2ne2*. Среди форм с подобными генотипами 33 это яровые формы, а 9 — полуозимые. По силе преобладали слабые аллели гена *Ne1* — *w* (77.8%), аллели средней силы *m* установлены у двух форм, что составило

22.2%, аллель *s* у одной популяции, в состав которой входили и растения с *w*-аллелем. Аллель гена *Ne2* был средней силы.

**Палестина.** Среди 14 изучавшихся образцов мягкой пшеницы Палестины преобладали яровые формы и только одна (к-17357) была полуозимой. Образцы были собраны Н.И. Вавиловым в 1926 г. Гены гибридного некроза выявлены в генотипах двух образцов. При этом образец к-17353 представлял собой гетерогенную популяцию, состоящую из растений с генотипом *Ne1<sup>m</sup>Ne1<sup>m</sup>ne2ne2* и генотипом *ne lne lne2ne2*. Таким образом, в целом генотип *ne lne lne2ne2* свойствен 13 изучавшимся местным сортам, что составляет 92.9% всех изучавшихся форм. Генотип *ne lne1Ne2<sup>s</sup>Ne2<sup>s</sup>* установлен у образца к-17298 (табл. 3).

Таблица 2. Некрозные генотипы образцов местных форм мягкой пшеницы Афганистана

Образец	Разновидность	Образ жизни	Год сбора	Место сбора	Некротный генотип
к-12367	erythroleucum	Яровой	1924	Вилаят Герат, рабат Санги	<i>ne lne2</i>
к-12382	turcicum	»	1924	Вилаят Герат, 7.5 км на юг от Герата	<i>ne lne2</i>
к-12385	erythroleucum, iranicum, turcicum	Полуозимый	1924	Вилаят Герат, 32 км на восток от Герата	<i>Ne I<sup>w</sup>ne2</i>
к-12390	iranicum, turcicum	Яровой	1924	»	<i>Ne I<sup>w</sup>ne2 + Ne I<sup>s</sup></i>
к-12391	ferrugineum	Полуозимый	1924	Вилаят Герат, г. Герат	<i>ne lne2</i>
к-12400	turcicum	Яровой	1924	Вилаят Герат, рабат Марва	<i>ne lne2</i>
к-12422	velutinum	»	1924	Вилаят Гор, спуск с перевала к рабату Ахангаран	<i>Ne I<sup>m</sup>ne2</i>
к-12434	meridionale	»	1924	Вилаят Гор, между рабатами Бадгах и Даулет-Яр	<i>ne lne2</i>
к-12437	erythrosperrum	»	1924	Вилаят Гор, 1-й перевал от рабата Даулет-Яр	<i>ne lne2</i>
к-12444	ferrugineum	»	1924	Вилаят Гор, около рабата Лал	<i>ne lne2</i>
к-12460	barbarossa, caesium, ferrugineum	»	1924	Вилаят Вардак, 7.5 км на восток от Рах-Куля	<i>ne lne2</i>
к-12461	ferrugineum	»	1924	Вилаят Вардак, кишлак после 1-го перевала за рабатом Бадасия	<i>ne lne2</i>
к-12480	lutescens	»	1924	Вилаят Гор, рабат Танг-и Азао	<i>ne lne2</i>
к-12483	ferrugineum	Полуозимый	1924	Вилаят Гор, рабат Даулет-Яр	<i>Ne I<sup>w</sup>ne2</i>
к-12484	erythroleucum, ferrugineum, turcicum	Яровой	1924	Вилаят Гор, рабат Лал	<i>ne lne2</i>
к-12485	ferrugineum, pseudoturcicum	»	1924	Вилаят Бамиан, рабат Пянджуй	<i>ne lne2</i>
к-12501	turcicum	Полуозимый	1924	Вилаят Герат, 16 км на восток от Куруха	<i>ne lne2</i>
к-12514	erythrosperrum	»	1924	Вилаят Бадгис, рабат Могор	<i>ne lne2</i>
к-12530	»	Яровой	1924	Вилаят Фарьяб, между Альмар и Маймене	<i>ne lne2</i>
к-12531	»	»	1924	Вилаят Фарьяб, рабат Маймене	<i>ne lne2</i>
к-12584	barbarossa	»	1924	Вилаят Герат, сел. Курух	<i>ne lne2</i>
к-12592	erythroleucum, erythrosperrum, ferrugineum	»	1924	Вилаят Бадгис, сел. Бала-Мургаб	<i>ne lne2</i>
к-12593	erythrosperrum	»	1924	Вилаят Фарьяб, кишлак Чичакту	<i>ne lne2</i>
к-12596	erythrosperrum, ferrugineum	»	1924	Вилаят Бадгис, сел. Даури	<i>ne lne2</i>
к-12597	erythrosperrum	»	1924	Вилаят Фарьяб, кишлак Каска	<i>ne lne2</i>
к-12599	erythroleucum, ferrugineum	»	1924	Вилаят Фарьяб, г. Андхой	<i>ne lne2</i>
к-12600	erythrosperrum	»	1924	»	<i>ne lne2</i>

Таблица 2. Окончание

Образец	Разновидность	Образ жизни	Год сбора	Место сбора	Некротный генотип
к-12604	barbarossa	Полуозимый	1924	Вилайят Джаузджан, г. Шибирган	<i>ne lne2</i>
к-12605	erythrosperrum	Яровой	1924	»	<i>ne lne2</i>
к-12606	»	Полуозимый	1924	Вилайят Балх, кишлак Саедхун	<i>ne lne2</i>
к-12607	»	Яровой	1924	»	<i>Ne l<sup>m</sup>ne2</i>
к-12608	erythrosperrum	»	1924	Вилайят Балх, 10.7 км на юг от Мазар-и-Шерифа	<i>Ne l<sup>m</sup>ne2</i>
к-12612	»	»	1924	Вилайят Саманган, сел. Таш-курган	<i>ne lne2</i>
к-12616	barbarossa, ferrugineum, erythrosperrum, hostianum	»	1924	Вилайят Саманган, кишлак Руи	<i>ne lne2</i>
к-12640	erythroleucum	»	1924	Вилайят Бамиан, перед рабатом Шумбаль	<i>ne lne2</i>
к-12646	khorassanicum, leucospermum	»	1924	»	<i>ne lne2</i>
к-12653	erythrosperrum	»	1924	Вилайят Бамиан, рабат Мадор	<i>ne lne2</i>
к-12660	erythroleucum	»	1924	Вилайят Саманган, сел. Гайбаг	<i>Ne l<sup>m</sup>ne2</i>
к-12709	graecum rigidum	Полуозимый	1924	Вилайят Вардак, рабат Дурани	<i>ne lne2</i>
к-12739	ferrugineum	Яровой	1924	Вилайят Кабул, сел. Амир-Хан	<i>ne lNe2<sup>m</sup></i>
к-12749	erythrosperrum	Полуозимый	1924	Пров. Кабул, г. Кабул	<i>Ne l<sup>m</sup>ne2</i>
к-12756	pseudoturcicum, turcicum	Яровой	1924	Вилайят Газни, рабат Гуй-Ахен	<i>ne lne2</i>
к-12770	meridionale	»	1924	Вилайят Гильменд, сел. Биабанак	<i>ne lne2</i>
к-12774	erythrosperrum	Полуозимый	1924	Вилайят Парван, около кишлака Тачь	<i>ne lne2</i>
к-12826	ferrugineum speltiforme	Яровой	1924	Вилайят Баглан, кишлак Баг-и Баир	<i>ne lne2</i>
к-12830	erythrosperrum	Полуозимый	1924	Вилайят Баглан, около кишлака Ярыма	<i>Ne l<sup>m</sup>ne2</i>
к-12833	»	Яровой	1924	Вилайят Баглан, р. Ярым	<i>ne lne2</i>
к-12861	lutescens	Полуозимый	1924	Вилайят Бадахшан, кишлак Тли	<i>ne lne2</i>
к-12874	meridionale	Яровой	1924	Вилайят Кунар, кишлак Чехосарай	<i>ne lne2</i>
к-12879	erythrosperrum, ferrugineum	»	1924	Вилайят Нангархар, г. Джелалабад	<i>ne lne2</i>
к-12880	То же	Полуозимый	1924	То же	<i>ne lne2</i>
к-12881	meridionale	Яровой	1924	Вилайят Лагман, рабат Немля	<i>ne lne2</i>

*Трансиордания.* При изучении генотипов стародавних сортов мягкой пшеницы Трансиордании (табл. 4) в нашем распоряжении было пять сортов, из которых четыре – это яровые формы и

один образец (к-17420) полуозимой пшеницы. Все местные пшеницы были также собраны Н.И. Вавиловым в 1926 г. В генотипе растений последнего и был выявлен ген *Ne l<sup>m</sup>*. Образцы

**Таблица 3.** Некрозные генотипы образцов местных форм мягкой пшеницы Палестины

Образец	Разновидность	Образ жизни	Год сбора	Место сбора	Некрозный генотип
к-15810	erythrosperrum	Яровой	1926	Около г. Иерихон, сад 40-дневного монастыря	<i>ne 1ne2</i>
к-17293	albidum	»	1926	Опытная станция, сел. Тел-Керам	<i>ne 1ne2</i>
к-17298	erythrosperrum	»	1926	Опытная станция, сел. Тел-Керам	<i>ne 1Ne2<sup>s</sup></i>
к-17299	»	»	1926	То же	<i>ne 1ne2</i>
к-17330	»	»	1926	г. Иерихон	<i>ne 1ne2</i>
к-17353	»	»	1926	г. Газа	<i>Ne I<sup>m</sup>ne2 + ne 1ne2</i>
к-17357	»	Полуозимый	1926	сел. Ханьюнис	<i>ne 1ne2</i>
к-17359	»	Яровой	1926	То же	<i>ne 1ne2</i>
к-17365	»	»	1926	»	<i>ne 1ne2</i>
к-17378	»	»	1926	дер. Бедках, район г. Хеврон	<i>ne 1ne2</i>
к-17379	»	»	1926	То же	<i>ne 1ne2</i>
к-17381	»	»	1926	дер. Берлджа, район г. Хеврон	<i>ne 1ne2</i>
к-17382	»	»	1926	То же	<i>ne 1ne2</i>
к-17383	»	»	1926	»	<i>ne 1ne2</i>

**Таблица 4.** Некрозные генотипы образцов местных форм мягкой пшеницы Трансиордании

Образец	Разновидность	Образ жизни	Год сбора	Место сбора	Некрозный генотип
к-17405	erythrosperrum	Яровой	1926	г. Эс-Салт	<i>ne 1ne2</i>
к-17411	»	»	1926	сел. Джараш	<i>ne 1ne2</i>
к-17417	»	»	1926	г. Ирбид	<i>ne 1ne2</i>
к-17418	»	»	1926	»	<i>ne 1ne2</i>
к-17420	»	Полуозимый	1926	р. Иордан	<i>Ne I<sup>m</sup>ne2</i>

к-17405, к-17411, к-17417, к-17418 имеют генотип *ne 1ne 1ne2ne2*. Интерес представляет и тот факт, что растения всех изучавшихся образцов относились к разновидности *erythrosperrum*.

К моменту сбора Н.И. Вавиловым местных сортов-популяций (1926 г.) границы Ирана и Афганистана существенно не отличались от современных, а вот места сбора образцов мягкой пшеницы из Палестины включали современную территорию Израиля, а также ряд современных арабских территорий. Места сбора мягкой пшеницы в Трансиордании включали северные районы современной Иордании. Следует учитывать также и тот факт, что в момент сбора стародавних сортов в Палестине и Трансиордании чистые посевы мягкой пшеницы были крайне ограничены, так как, по свидетельству Якубцинера [22], здесь исторически преобладали посевы твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.).

Как можно видеть из приведенных выше данных, зона “не носителей” (генотип *ne 1ne 1ne2ne2*) практически охватывает все изучавшиеся нами

регионы. Среди сортов Ирана они составили 77.8%, сортов Афганистана – 80.8%, Палестины – 92.9% и Трансиордании – 80.0%. При этом сортов с генотипом *ne 1ne 1ne2ne2* больше встречается среди яровых форм. Полученные данные по распространению некрозных генов с различной силой аллелей также свидетельствуют об определенной идентичности по распространению мягкой пшеницы по изучавшимся регионам. Преимущественно здесь распространены аллели *Ne I<sup>w</sup>*, *Ne I<sup>m</sup>* и только среди образцов из Афганистана выявлен аллель *Ne I<sup>s</sup>*. По всей видимости, подобные аллели, возникнув в Средней Азии, впоследствии были завезены земледельцами в Иран и Афганистан. Zeven [13] считал, что аллель *Ne I<sup>w</sup>* возник в Южном Иране. Однако из ранее полученных нами данных следует, что аллель *Ne I<sup>w</sup>* возник в Туркестане, что также подтверждает предположение Жуковского [23] о том, что один из генцентров возникновения мягкой пшеницы – Горная Туркмения. Аллели *Ne I<sup>m</sup>* и *Ne I<sup>s</sup>* появились в Таджикиста-

не [14]. Наличие аллеля *Ne1<sup>s</sup>* может с полным основанием служить свидетельством того, что основой возникновения гексаплоидной мягкой пшеницы скорее послужила спонтанная гибридизация *T. durum* с *Ae. squarrosa*, чем *T. dicoccum* с *Ae. squarrosa*. Показано, что *T. durum* повсеместно является носителем гена *Ne1<sup>s</sup>* [15], а вот у *T. dicoccum* этот аллель был выявлен только в популяциях из Эфиопии, России и Франции, т.е. в трех “конечных” точках распространения этого вида из первичного центра происхождения [24].

Более сложным является понимание наличия аллелей *Ne2<sup>m</sup>* (к-12739, Афганистан) и *Ne2<sup>s</sup>* (к-17298, Палестина). По-видимому ген *Ne2*, возникнув в Восточной Сибири [11, 13], с партиями пшеницы попал через Туву и Монголию в Китай. В более поздние временные периоды имел место обмен партиями мягкой пшеницы между земледельцами Китая и регионов ряда областей Европы. Одним из путей распространения мягкой пшеницы в западном направлении считается: долина реки Янзы – Верхняя Бирма – Пенжаб – Кибар – Афганистан (Hosono, 1954; цит. по Zeven, 1980 [13]). Из Афганистана пшеница с геном *Ne2<sup>s</sup>* и была завезена в Палестину. Возможны и другие пути обмена партиями мягкой пшеницы между земледельческими регионами мира.

В целом наши исследования на основе изучения некротных генотипов аборигенных сортов мягкой пшеницы Ирана, Афганистана, Трансиордании и Палестины, собранных в начале XX века, и их географического распространения показали следующее. Подтверждается точка зрения, что первичной географической областью распространения гена *Ne1* являются регионы Ирана и Средней Азии. Здесь же произошло возникновение различных аллелей этого гена, которые постепенно распространились на близлежащие страны. Как было показано выше, это положение хорошо обосновывается и процентным соотношением генотипов аборигенных сортов. При этом, с нашей точки зрения, все изучавшиеся сорта четко отражают историческую линию распространения мягкой пшеницы в ряде стран Передней Азии. Изучавшиеся аборигенные сорта являются также хорошей базой для проведения аналогичных исследований по другим группам генов вида *Triticum aestivum* L.

Авторы выражают благодарность доктору биологических наук Т.И. Одинцовой за помощь при подготовке рукописи к печати.

Работа выполнена по Государственному заданию № 0112-2019-0002 “Генетические технологии в биологии, медицине, сельскохозяйственной и природохозяйственной деятельности” и по Государственному заданию ВИР № 0662-2019-0006.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей в качестве объектов исследований.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Фляксбергер К.А. Пшеницы. М.; Л.: Сельхозгиз, 1938. 296 с.
2. Zohary D., Hopf V. Domestication of Plants in the Old World. The Origin and Spread of Cultivated Plants in West Asia, Europe, and Nile Valley. Oxford: Clarendon Press, 1988. 245 p.
3. Van Zeist W. On macroscopic traces of food plants in southwestern Asia (with some references to pollen data) // Phil. Trans. R. Soc. Land. Biol. Sci. 1976. V. 275. P. 27–41.
4. Salamini F., Ozkan H., Brandolini A. et al. Genetics and geography of wild cereal domestication in the near east // Nature Rev. Genet. 2002. V. 3. P. 430–441.
5. Kihara H. Die Entdeckung des DD-analysators beim Weizen // Horticult. Japan. 1976. V. 19. P. 889–890.
6. McFadden E.S., Sears E.R. The origin of *Triticum spelta* and its free – threshing hexaploid relatives // J. Hered. 1946. V. 37. P. 107–116.
7. Kuckuck H. Neuere Arbeiten zur Entstehung der hexaploiden Kulturweizen // Z. Pflanzenzucht. 1959. V. 41. № 3. P. 205–226.
8. Tsunewaki K. Comparative gene analysis of common wheat and its ancestral species. II. Waxiness, growth habit and awnedness // Jap. J. Bot. 1966. V. 19 (2). P. 175–229.
9. Faris J.D., Simons K.J., Zhang Z., Gill B. The wheat super domestication gene Q // Wheat Informat. Service. 2006. V. 100. P. 129–148.
10. Kerber E.R., Rouland G.G. Origin of the freethreshing character in hexaploid wheat // Can. J. Genet. Cytol. 1974. V. 16. P. 145–154.
11. Пухальский В.А. Географическое распространение генов гибридного некроза по территории СССР // Вестник с.-х. науки. 1975. № 8. P. 49–56.
12. Пухальский В.А., Косарева Г.А. Локализация генов гибридного некроза в сортах яровой пшеницы различных экологических групп // Изв. ТСХА. 1976. Вып. 5. С. 58–63.
13. Zeven A.C. The spread of bread wheat over the old world since the neolithicum as indicated by its genotype for hybrid necrosis // J. Agric. Trad. Appl. 1980. V. XXVII.1. P. 19–53.
14. Pukhalskiy V.A., Udachin R.A., Bilinskaya E.N. Hybrid necrosis genes in aboriginal wheats of Middle Asia in the light of the problem of the primary centers of biodiversity of the *Triticum* L. genes // Euphytica. 2009. V. 165. P. 533–543.
15. Пухальский В.А., Мартынов С.П., Добротворская Т.В. Гены гибридного некроза пшениц (теория вопроса и каталог носителей летальных генов). М.: Изд-во МСХА, 2002. 316 с.

16. *Tsunewaki K.* Monosomic and conventional gene analyses in common wheat. III. Lethality // *Jap. J. Genet.* 1960. V. 35 (4). P. 71–75.
17. *Nishikawa K.* Mapping of necrosis genes *Ne1* and *Ne2* // *EWAC Newsletter.* 1974. № 4. P. 73–74.
18. *Chu C.G., Faris J.D., Friesen T.L., Xu S.S.* Molecular mapping of hybrid necrosis genes *Ne1* and *Ne2* in hexaploid wheat using microsatellite markers // *Theor. Appl. Genet.* 2006. V. 112. P. 1374–1381.
19. *Hermesen J.G.T.* Quantitative investigations on progressive necrosis in wheat hybrids // *Euphytica.* 1960. V. 1. P. 36–37.
20. *Hermesen J.G.T.* The genetic basis of hybrid necrosis in wheat // *Genetica (Netherlands).* 1963. V. 12. P. 245–287.
21. *Vikas V.K., Tomar S.M.S., Sivasamy M. et al.* Hybrid necrosis in wheat: Evolutionary significance or potential barrier for gene flow? // *Euphytica.* 2013. V. 194. P. 261–275.
22. *Якубцинер М.М.* Пшеницы Сирии, Палестины и Трансиордании и их селекционно-агрономическое значение. Л.: Изд. Всесоюз. ин-та растениеводства НКЗ СССР. 1932. 276 с.
23. *Жуковский П.М.* Культурные растения и их сородичи. Л.: Колос, 1971. 751 с.
24. *Пухальский В.А., Билинская Е.Н.* Новые данные по изучению генов гибридного некроза сортообразцов вида *Triticum dicoccum* (Schrank) Schuebl // *Генетика.* 1999. Т. 35. № 10. С. 1390–1395.

## Distribution of Hybrid Necrosis Alleles in the Genotypes of Aboriginal Common Wheat Cultivars (*Triticum aestivum* L.) from Iran, Afghanistan, Palestine and Transjordan

V. A. Pukhalskiy<sup>a,\*</sup>, E. V. Zuev<sup>b</sup>, E. N. Bilinskaya<sup>a</sup>, and A. M. Kudryavtsev<sup>a</sup>

<sup>a</sup>*Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia*

<sup>b</sup>*Vavilov Research Institute of Plant Industry, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 190000 Russia*

\*e-mail: pukhalsk@vigg.ru

Necrotic genotypes of the aboriginal common wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.) from Iran, Afghanistan, Palestine and Transjordan were studied. It was shown that the cultivars carrying *Ne1<sup>w</sup>*, *Ne1<sup>m</sup>* alleles prevailed in all geographical regions; the *Ne1<sup>s</sup>* allele was found only in Afghanistan cultivars. The occurrence of the *Ne1<sup>s</sup>* allele may indicate that hexaploid common wheat originated by spontaneous hybridization between *T. durum* and *Ae. squarrosa*. The non-carriers (genotype *ne1ne1ne2ne2*) occupy virtually all the regions examined. They comprised 77.8% in Iran, 80.8% in Afghanistan, 92.9% in Palestine, and 80.0% in Transjordan. The *ne1ne1ne2ne2*-carriers predominate among spring common wheat cultivars.

**Keywords:** complementary genes, hybrid necrosis, common wheat, *Triticum aestivum* L., allele strength.