

## СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ СОВРЕМЕННЫХ СОРТОВ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ (*Triticum aestivum* L.) РОССИИ НА ОСНОВЕ ОТЯГОЩЕННОСТИ ИХ ГЕНАМИ ГИБРИДНОГО НЕКРОЗА

© 2021 г. В. А. Пухальский<sup>1</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

\*e-mail: pukhalsk@vigg.ru

Поступила в редакцию 23.10.2020 г.

После доработки 23.11.2020 г.

Принята к публикации 25.11.2020 г.

Исследовано генетическое разнообразие 113 современных сортов яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) по отягощенности их генами гибридного некроза. Установлено, что геномы 83 сортов (73.4%) свободны от генов гибридного некроза (геном *ne Ine Ine2ne2*). Геномы 14 сортов (12.4%) несут ген *Ne1* (геном *Ne1Ne Ine2ne2*), а 16-ти (14.2%) – ген *Ne2* (геном *ne Ine1Ne2Ne2*). При этом среди сортов с геном *Ne1* выявлены аллели *w* и *m*, а среди сортов с геном *Ne2* – аллели *w*, *m*, *ms* и *s*. Высказано предположение, что большее разнообразие по силе аллелей определяет преимущество генотипа *ne Ine1Ne2Ne2* над генотипом *Ne1Ne Ine2ne2*, выражающееся в том, что сорта с первым генотипом разрешены для коммерческого использования в десяти экологических регионах, а со вторым – в семи. При этом частота сортов с геном *Ne1* по регионам колеблется от 4.8 до 20.7%, а с геном *Ne2* – от 6.0 до 66.7%. Показана также определенная стабильность по временным периодам в соотношении генотипов без генов некроза и с генами *Ne1* и *Ne2*. Однако число сортов с генотипом *ne Ine1Ne2Ne2* в процессе селекции постепенно, хотя и незначительно, показывает тенденцию к преимущественному увеличению.

**Ключевые слова:** гены гибридного некроза, комплементарное взаимодействие генов, сила аллелей, яровая мягкая пшеница, *Triticum aestivum* L.

**DOI:** 10.31857/S0016675821080129

Исследование генотипов пшеницы на предмет отягощенности их генами гибридного некроза позволило выявить видовую специфичность этих генов [1] и их географическое распространение по регионам мира и территориям различных стран [2–5]. Эти данные позволяют показать влияние селекции в разные временные периоды на микроэволюционные процессы в сортовых популяциях культурной пшеницы [6]. Фенотипически гибридный некроз проявляется в летальности или сублетальности гибридов первого поколения от гибели листовой поверхности [7, 8], что генетически определяется комплементарным взаимодействием двух доминантных генов – *Ne1* и *Ne2* [10, 11]. Оба гена находятся в геноме В: *Ne1* – на хромосоме 5BL, а ген *Ne2* – на хромосоме 2BS [12–14]. Генотип *Ne1Ne Ine2ne2* считается носителем гена *Ne1*, генотип *ne Ine1Ne2Ne2* – носителем гена *Ne2*, а генотип *ne Ine Ine2ne2* определяют как неноситель [10]. Описано пять аллелей генов гибридного некроза, из которых три одинаковых аллеля для генов *Ne1* и *Ne2*: *w* (*weak*), *m* (*moderate*),

*s* (*strong*), а для гена *Ne2* еще два аллеля промежуточной силы – *wm* (*moderately weak*) и *ms* (*moderately strong*). Во втором гибридном поколении сублетальных комбинаций расщепление на некрозные и нормальные растения составляет 9 : 7. Силу аллелей определяют только в первом гибридном поколении, т.к. во втором поколении существуют различия между некрозными растениями, обусловленные эффектом дозы некрозных генов. При этом некроз сильнее выражен у растений, в генотипе которых находится максимальное число доминантных генов гибридного некроза [15]. Значимость работ по установлению генотипов с генами гибридного некроза обусловлена возможностью на этой основе дальнейшей оптимизации генетической теории селекции. В данном сообщении приводятся результаты сравнительного изучения отягощенности генотипов сортов яровой мягкой пшеницы, допущенных к возделыванию на территории России, генами гибридного некроза.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Образцы сортов яровой мягкой пшеницы были получены нами из ФГБУ “Государственная комиссия Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений” и оригинаторов сортов. В качестве тестеров использовали сорта яровой мягкой пшеницы Marquillo (генотип  $Ne1^sNe1^sNe2ne2$ ), Балаганка, Грани, Мисс (генотип  $ne1ne1Ne2^sNe2^s$ ). Скрещивания сортов с тестерами проводили в полевых условиях твел-методом с изоляцией колосьев. Генотипы сортов с генами гибридного некроза и силу аллелей этих генов выявляли на разных стадиях онтогенеза гибридов  $F_1$  в полевых условиях, используя критерии [10, 11]. При описании происхождения сортов пшеницы пользовались информацией, приведенной в [16].

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные обобщенные данные приведены в табл. 1. Из 113 сортов, изучавшихся нами, 83 (что составляет 73.4%) – это формы с генотипом  $ne1ne1ne2ne2$  (неносители). Это сорта: Ария, Зауралочка, Радуга, Альбидум 32, Воевода, Лебедушка, Саратовская 73, Саратовская 74, Фаворит, Светланка, Тулайковская 10, Тулайковская 11, Тулайковская 108, Тулайковская 110, Тулайковская золотистая, Эскада 66, Эскада 109, Алтайская 70, Алтайская 75, Алтайская 100, Алтайская 110, Алтайская 325, Алтайская 530, Алтайская жница, Алтайская степная, Апасовка, Сибирский альянс, Тобольская, Новосибирская 15, Новосибирская 29, Новосибирская 31, Новосибирская 44, Обская 2, Памяти Вавенкова, Сибирская 12, Удача, Боевчанка, Омская 28, Омская 29, Омская 32, Омская 33, Омская 35, Омская 3661, Омская 38, Мелодия, Памяти Азиева, Росинка, Светланка, Катюша, Ом ГАУ, Павлоградка, Сibaковская юбилейная, Маргарита, Симбирцит, Ульяновская 100, Эскада 70, Курская 2058, Рикс, Кинельская 61, Кинельская 2010, Кинельская Нива, Кинельская Отрада, Ленинградская 6, Свеча, Курганская 2, Свирель, Уярочка, Учитель, Черноземоуральская 2, Челябинская степная, Приморская 50, Авида, СКЭНТ 3, Тюменская 25, Арюна, Сударыня, Уралосибирская, Любава 5, Алешина, Дарница, Тулеевская.

Ген  $Ne1$  (генотип  $Ne1Ne1ne2ne2$ ) выявлен у 14 сортов, что составило 12.4%, а ген  $Ne2$  (генотип  $ne1ne1Ne2Ne2$ ) – у 16 сортов – 14.2% (табл. 2). Установлено, что отличие популяций районированных сортов яровой мягкой пшеницы от сортов озимой мягкой пшеницы заключается в присутствии генотипов и с геном  $Ne1$ , и с геном  $Ne2$ , в то время как в популяциях озимой пшеницы присутствует только ген  $Ne2$  [19]. При этом, однако, существует тенденция в селекции яровой мягкой пшеницы, хотя и минимальная, к некоторому

увеличению в разные временные периоды сортов с генами некроза, и особенно с геном  $Ne2$  (табл. 2). Сорта с геном  $Ne1$  различались следующим образом. Аллель  $w$  несут сорта Иделле, Иолдыз, Полюшко, аллель  $m$  – сорта Дальгау 1, Челябин 2, Омская краса, Омская 29, Омская 37, Геракл, Бэль, Мальцевская 110, Башкирская 28, Салават Юлаев, Новосибирская 44. Аллель  $s$  среди сортов с геном  $Ne1$  не обнаружен. По формам с геном  $Ne2$  показано, что сорт Бурятская остистая несет аллель  $w$ , сорта Алтайская 75 и Любава – аллель  $wm$ , сорта Дуэт, Баженка, Курьер, Альбидум 31 и Амир – аллель  $m$ . Аллель  $ms$  выявлен у сорта Дарья, а аллель  $s$  (*strong*) – у сортов Мис, Тулайковская 5, Красноярская 12, Агата, КВС Аквилон, Triso и Granny. Большое разнообразие по силе аллелей, по-видимому, в определенной степени определяет селективное преимущество генотипа  $ne1ne1Ne2Ne2$  над генотипом  $Ne1Ne1ne2ne2$ . Это подтверждают и данные районирования сортов по экологическим регионам России (табл. 3). Так, формы с генотипом  $Ne1Ne1ne2ne2$  разрешены для коммерческого использования в семи экологических регионах, а с генотипом  $ne1ne1Ne2Ne2$  – в десяти. При этом частота сортов с геном  $Ne1$  по регионам колеблется от 4.8 до 20.7%, а с геном  $Ne2$  – от 6.0 до 66.7%. Подобная тенденция в росте генотипов  $ne1ne1Ne2Ne2$  среди создаваемых сортов яровой пшеницы существует также в ряде других стран. Так, в Индии в настоящее время среди сортов яровой мягкой пшеницы сорта с геном  $Ne2$  составляют 69.8%, а 20.3% – это сорта без генов гибридного некроза (генотип  $ne1ne1ne2ne2$ ) [20]. Стародавние же сорта Индии несли в генотипах только ген  $Ne1$  или были свободны от генов гибридного некроза [4, 21]. Такое изменение в геномах индийских сортов яровой мягкой пшеницы произошло в результате использования в селекции в качестве исходного материала короткостебельных высокопродуктивных сортов СИММУТ (Мексика) с генотипом  $ne1ne1Ne2Ne2$  [22, 23]. В Австралии преобладают также сорта с геном  $Ne2$  [24]. Это объясняется тесным сцеплением гена  $Ne2$  с геном устойчивости к бурой ржавчине  $Lr13$ , имеющим высокую эффективность в условиях Австралии (R.A. McIntosh, персональное сообщение). При этом австралийские селекционеры часто, не зная, несет ли генотип сорта ген некроза, по-видимому, ориентируются при выборе исходного материала для скрещивания на устойчивость сортов к бурой ржавчине, определяемой геном  $Lr13$ . В связи с тем, что при выборе исходного материала селекционеры России также в большинстве случаев не имеют представления о генах некроза в генотипе сорта, то и отбор исходного материала осуществляется по признакам определенным образом опосредствованным генотипом  $ne1ne1Ne2Ne2$ . Например, показано, что на хромосоме 2BS помимо гена  $Lr13$  локализованы гены устойчивости к бурой и стеб-

Таблица 1. Генотипы по генам гибридного некроза сортов яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.)

№ п.п.	Сорт	Оригинатор	Родословная	Регион	Генотип
1	Ария	Курганский НИИСХ	Новосибирская 67/Доноры	9	<i>ne1ne2</i>
2	Зауралочка	То же	Терция/Омская 24	9	<i>ne1ne2</i>
3	Мальцевская 110	»	Интенсивная/Иртышанка	9	<i>Ne1<sup>m</sup>ne2</i>
4	Радуга	»	Краснодарская 39/Алмаз	7, 9	<i>ne1ne2</i>
5	Горноуральская	Уральский НИИСХ	Арканзас/Стрела	4	<i>ne1ne2</i>
6	Екатерина	То же	Ирен/Краснофимская 100	4, 7, 9, 10	<i>ne1Ne2<sup>s</sup></i>
7	Краснофимская 100	»	Люба/Краснофимская 90	4	<i>ne1ne2</i>
8	Башкирская 28	Башкирский НИИСХ	Омская 20/Приокская	9	<i>Ne1<sup>m</sup>ne2</i>
9	Салават Юлаев	То же	Омская 30/Омская 20	9	<i>Ne1<sup>m</sup>ne2</i>
10	Агата	НИИСХ ЦРНЗ	Артемовка/Милтыурум 63	3	<i>ne1Ne2<sup>s</sup></i>
11	Амир	То же	Родина/Приокская//Приокская	2, 4	<i>ne1Ne2<sup>m</sup></i>
12	Злата	»	Иволга/Прохоровка	1, 2, 3, 4, 7	<i>ne1ne2</i>
13	Любава	»	Люба/Памяти Федина	3	<i>ne1Ne2<sup>wm</sup></i>
14	Эстер	»	Эта/Л-52-4	2, 4, 7	<i>ne1ne2</i>
15	Альбидум 31	НИИСХ Юго-Востока	Л-23/Саратовская 55//Альбидум 28	8	<i>ne1Ne2<sup>m</sup></i>
16	Альбидум 32	То же	Альбидум 28//Саратовская 46/Лютесценс 2861//3/Альбидум 29	8, 9	<i>ne1ne2</i>
17	Воевода	»	Л-2033/Белянка	8	<i>ne1ne2</i>
18	Курьер	»	Агис 63//Альбидум 188/Юго-Восточная 2	5, 6	<i>ne1Ne2<sup>m</sup></i>
19	Лебедушка	»	Белянка/Добрыня	8	<i>ne1ne2</i>
20	Саратовская 73	»	S-2012/ <i>T. timopheevii</i>	8, 9	<i>ne1ne2</i>
21	Саратовская 74	»	Саратовская 68/С-093//С-2093/Саратовская 70	8, 9	<i>ne1ne2</i>
22	Фаворит	»	Л-2033/Белянка	5, 7, 8, 9	<i>ne1ne2</i>
23	Светланка	Самарский НИИСХ	Омская 23/Целинная 26	10	<i>ne1ne2</i>
24	Тулайковская 5	То же	Эритроспермум 865/Агис 1	7	<i>ne1Ne2<sup>s</sup></i>
25	Тулайковская 10	»	Тулайковская 5/Альбидум 653	3, 4, 5, 7	<i>ne1ne2</i>
26	Тулайковская 11	»	АНК-14-А/Тулун 15	11	<i>ne1ne2</i>
27	Тулайковская 108	»	Тулайковская белозерная/Лютесценс 1222	7, 9	<i>ne1ne2</i>
28	Тулайковская 110	»	Вилозум 1381/Альбидум 653//Тулайковская 5	7	<i>ne1ne2</i>
29	Тулайковская золотистая	»	Тулайковская 5/Альбидум 653	7, 8, 9	<i>ne1ne2</i>
30	Эскада 66	»	Волжанка/Нја-21677//Тулайковская юбилейная	7	<i>ne1ne2</i>
31	Эскада 109	»	Линия 95/Харьковская 112	4, 5, 7, 9	<i>ne1ne2</i>

Таблица 1. Продолжение

№ п.п.	Сорт	Оригинатор	Родословная	Регион	Генотип
32	Алтайская 70	Алтайский НИИСХ	Алтайская 98/Алтайская 325	10, 11, 12	ne/Ine2
33	Алтайская 75	То же	Алтайская 325/Лютеценс 376//Омская 24	10, 11, 12	ne/Ine2 <sup>mm</sup>
34	Алтайская 100	»	Ботаническая 2/Жница	10	ne/Ine2
35	Алтайская 110	»	Лютеценс 281/к-54975//Лютеценс 281	10	ne/Ine2
36	Алтайская 325	»	Лютеценс 38/Жигулевская	10, 12	ne/Ine2
37	Алтайская 530	»	Лютеценс 281/к-54975//Лютеценс 281	10	ne/Ine2
38	Алтайская жница	»	Комсомол 90/Лютеценс 281	10	ne/Ine2
39	Алтайская степная	»	Лютеценс 148/Целинная 60	10	ne/Ine2
40	Апасовка	»	Лютеценс 310/к-54975	10	ne/Ine2
41	Сибирский альянс	»	Лютеценс 281/к-54975//Лютеценс 281	10, 11	ne/Ine2
42	Тобольская	»	Лютеценс 123-5/Омская 20	9, 10, 11	ne/Ine2
43	Бэль	ИЦИГ СО РАН	Черная 13/Тулунская 12	10	Ne I <sup>mm</sup> ne2
44	Новосибирская 15	То же	Безенчукская 98/Иртышанка 10//Тулунская 10//Новосибирская 92	10, 11, 12	ne/Ine2
45	Новосибирская 29	»	PPG-38 (Мех)/Новосибирская 22	10, 11	ne/Ine2
46	Новосибирская 31	»	Тюменская 80/3/Л-41 Целинная 20/АНК-102//АНК-102/4/Спорт	10, 11	ne/Ine2
47	Новосибирская 44	»	Скала/Иртышанка/Новосибирская 22/Лютеценс 101/Краснояр-ская	10	Ne I <sup>mm</sup> ne2
48	Обская 2	»	Новосибирская 20/Тулайковская 10	10	ne/Ine2
49	Памяти Вавенкова	»	Новосибирская 29/4/Fupello/Бирюсинка	10, 11	ne/Ine2
50	Полушко	»	Обская 14/Новосибирская 22	10	Ne I <sup>mm</sup> ne2
51	Сибирская 12	»	Сибирская 24/Сибирская 47	10	ne/Ine2
52	Удача	»	Лютеценс-25//Лютеценс 25/Лютеценс 101/3/Лютеценс 25	10	ne/Ine2
53	Боевчанка	Омский НИИСХ	Саратовская 60/Лютеценс 150-86-10//Саратовская 62/Bastian	9, 10	ne/Ine2
54	Геракл	То же	Лютеценс 211-91-22-10/Лютеценс 13-93-1331	9, 10	Ne I <sup>mm</sup> ne2
55	Омская 28	»	Лютеценс 19/Спонтанный гибрид	10	ne/Ine2
56	Омская 29	»	Лютеценс 204-80-1/Лютеценс 99-80-1	10	Ne I <sup>mm</sup> ne2
57	Омская 32	»	Лютеценс 162-84-1/CHRIS	10, 11	ne/Ine2
58	Омская 33	»	Лютеценс 137-87-39/Омская 28	10, 11	ne/Ine2
59	Омская 35	»	Омская 29/Омская 30	9, 10	ne/Ine2
60	Омская 3661=	»	Лютеценс 150-86-10/Runar	4, 6, 9, 10	ne/Ine2
61	Омская 37	»	Лютеценс 61-89-100/Лютеценс 350-89-10	9, 10	Ne I <sup>mm</sup> ne2

Таблица 1. Продолжение

№ п.п.	Сорт	Оригинатор	Родословная	Регион	Генотип
62	Омская 38	»	Лютесценс 61-89-100/Лютесценс 350-89-10	10	ne1ne2
63	Мелодия	»	Омская 19/Лютесценс 6747	10	ne1ne2
64	Омская краса	»	Омская 33/Л-5-1-97	10, 11	Ne1 <sup>m</sup> ne2
65	Памяти Азиера	»	Саратовская 29/Лютесценс 99-80-1	10	ne1ne2
66	Росинка	»	(м)Сиваковская 3	10, 11	ne1ne2
67	Свекланка	»	Омская 23/Целинная 26	10	ne1ne2
68	Капюша	Омский аграрный ун-тет	Мутант-717/В-2612	10	ne1ne2
69	ОМ ГАУ	То же	Эритроспермум 59/Терция/4*Терция	10	ne1ne2
70	Павлоградка	»	Актюбинская 91/Алтайская 50	10	ne1ne2
71	Сиваковская юбилейная	»	Лютесценс 121*2/АНК-102	10	ne1ne2
72	Маргарита	Ульяновский НИИСХ	Крестьянка/Ишевская//Симбирка/Л-355-83	4, 7	ne1ne2
73	Симбирцит	То же	Крестьянка/Ишевская//Л-503	4, 5, 7, 9	ne1ne2
74	Ульяновская 100	»	Лада/Землячка	7, 9	ne1ne2
75	Эскада 70	»	?	4, 7, 9	ne1ne2
76	Курская 2058	Курский НИИСХ	Л-1401/Харьковская 10	4, 5	ne1ne2
77	Рикс	Томский НИИСХ	Карабалыкская 84/Лютесценс 473	10	ne1ne2
78	Кинельская 61	Поволжский НИИСХ	ISWRN-25/Кулуковская//Заволжская	7	ne1ne2
79	Кинельская 2010	То же	Кинельская 40/Надодорез/3/Кулуковская//Саратовская 29/ Горлеиформе 1440/4/Suppan/5/Л-503/Тулайковская 1	7	ne1ne2
80	Кинельская Нива	»	Тулайковская 1/Л-503	7, 4	ne1ne2
81	Кинельская Отрада	»	Тулайковская 1/к-56395	7	ne1ne2
82	Ленинградская 6	Ленинградский НИИСХ	Ralle/Ленинградская 88	2	ne1ne2
83	Баженка	НИИСХ Северо-Востока	Тулайковская юбилейная/Приокская//Иргина	4	ne1Ne2 <sup>m</sup>
84	Свеча	То же	Бастиан/Энига	1, 4	ne1ne2
85	Красноярская 12	Красноярский НИИСХ	RG 5-1/Лютесценс-375	11	ne1ne2
86	Курганская 2	То же	К-10-18/К-11-11	11	ne1ne2
87	Свирель	»	Омская 313/Красноярская-83/(Е-3864)/2* Зарница// Целинная 21/Красноярская 83	11	ne1ne2
88	Уярочка	»	KS -117/к-46394//Казахстанская 100	11	ne1ne2
89	Учитель	Оренбургский НИИСХ	Оренбургская 1/Целиноградка (F <sub>6</sub> )/(F <sub>4</sub> ) Московская 35/ Леукоспермум 51/3/Оренбургская 7	9	ne1ne2
90	Черноземоуральская 2	НИИСХ ЦЧП	?	4, 5, 7	ne1ne2

Таблица 1. Окончание

№ п.п.	Сорт	Оригинатор	Родословная	Регион	Генотип
91	Иделле	Казанский НИИСХ	Амир/Омская 33//Омская 32	7	<i>Ne I<sup>iv</sup>ne2</i>
92	Иолдыз	То же	Люба/Славянка Сибири	4, 5, 7	<i>Ne I<sup>iv</sup>ne2</i>
93	Дузг	Челябинский НИИСХ	Эритроспермум 59//Целинная 20/АНК 20	9, 10	<i>ne I Ne2<sup>ms</sup></i>
94	Челяба 2	То же	?	9	<i>Ne I<sup>iii</sup>ne2</i>
95	Челяба степная	»	Эритроспермум 59/Герция	7, 9	<i>ne I ne2</i>
96	Приморская 50	Приморский НИИСХ	Приморская 39/Приобская	12	<i>ne I ne2</i>
97	Дальгау 1	Дальневосточный аграрный госуниверситет	Приморская 93/Мионовская яровая	12	<i>Ne I<sup>iii</sup>ne2</i>
98	Авида	Тюменский НИИСХ	Лютеценс 719-99-А	10	<i>ne I ne2</i>
99	СКЭНТ 3	То же	Шторм/Саратовская 29//Саратовская 29	10	<i>ne I ne2</i>
100	Тюменская 25	»	Саратовская 42/Мионовская яровая	10, 11	<i>ne I ne2</i>
101	Арюна	Бурятский НИИСХ	Селенга/Мионовская юбилейная	11, 12	<i>ne I ne2</i>
102	Бурятская остистая	То же	Бурятская-94/Одесская 66//Лютеценс 105	11	<i>ne I Ne2<sup>iv</sup></i>
103	Мис	Владимирский НИИСХ	Тирре/Приокская	2, 3	<i>ne I Ne2<sup>s</sup></i>
104	Дарья	То же	81.5.1.2. (FRA)/Белорусская 80	2, 3, 5	<i>ne I Ne2<sup>ms</sup></i>
105	Сударыня	»	Kontessa/Vant//Quatro	1, 2, 3, 4	<i>ne I ne2</i>
106	Уралосибирская	Кургансемена	Лютеценс 13-93-133/Казанская юбилейная	4, 7, 9, 10, 11	<i>ne I ne2</i>
107	КВС Аквилон	Германия	CRBG=03-818/Amaretto	3, 5	<i>ne I Ne2<sup>s</sup></i>
108	Tpiso	Германия	W-448-78/Kadet	2, 3, 5	<i>ne I Ne2<sup>s</sup></i>
109	Granny	Чехия	SG-U-23/SG-U513	5	<i>ne I Ne2<sup>s</sup></i>
110	Любава 5	Хозяйство "Дузг", Челябинская обл.	Мильтурум-4/Лютеценс-54	9	<i>ne I ne2</i>
111	Алешина	Ананьева З.П. (Кемеровская обл.)	Лютеценс 3229-L-059/Лютеценс 105//Лютеценс 101	10	<i>ne I ne2</i>
112	Дарница	То же	Лютеценс 105/Оренбургская	10	<i>ne I ne2</i>
113	Тулеевская	»	Оливалева/Vendel//Лютеценс 105	9, 10	<i>ne I ne2</i>

Примечание. Название региона см. в табл. 3.

**Таблица 2.** Частоты распределения генов некроза среди генотипов сортов яровой мягкой пшеницы в различные временные периоды

Генотип	Год мониторинга		
	1997 [17]	2000 [18]	2020
<i>Ne1Ne1ne2ne2</i>	6 (9.1)	28 (14.2)	14 (12.4)
<i>ne1ne1Ne2Ne2</i>	7 (10.6)	29 (14.7)	16 (14.2)
<i>ne1ne1ne2ne2</i>	53 (80.3)	140 (71.1)	85 (73.4)
Итого сортов	66	197	113

Примечание. Для каждого года:  $N(\%)$ .

**Таблица 3.** Частоты генотипов гибридного некроза сортов яровой мягкой пшеницы по регионам

№ п.п.	Регион	Число сортов	Частоты генотипов, %		
			<i>Ne1Ne1ne2ne2</i>	<i>ne1ne1Ne2Ne2</i>	<i>ne1ne1ne2ne2</i>
1	Северный	3	—	—	100.0
2	Северо-Западный	8	—	50.0	50.0
3	Центральный	9	—	66.7	33.4
4	Волго-Вятский	19	5.3	10.5	84.2
5	Центрально-Черноземный	12	8.3	41.7	50.0
6	Северо-Кавказский	2	—	50.0	50.0
7	Средневолжский	25	8.0	8.0	84.0
8	Нижневолжский	7	—	—	100.0
9	Уральский	29	20.7	6.9	72.4
10	Западно-Сибирский	50	14.6	6.0	80.0
11	Восточно-Сибирский	21	4.8	9.5	85.7
12	Дальневосточный	7	14.3	14.3	71.4

левой ржавчине: *Lr23*, *Lr16*, *Lr35*, *Sr19*, *Sr23*, *Sr39*, *Sr36* [25]; а также, что генотип *ne1ne1Ne2Ne2* имеет селективное преимущество над генотипом *Ne1Ne1ne2ne2* наличием генов, определяющих склонность растения к влажным условиям произрастания [18], и по некоторым хозяйственно ценным признакам [26, 27]. И еще одно. Наши эксперименты по изучению селективного наследования генотипов, несущих гены гибридного некроза, показали преимущество в процессе оплодотворения пыльцевых зерен без генов некроза над пыльцой с геном *Ne1* [28].

В целом, сравнительное изучение генетического разнообразия современных сортов яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) России на основе отягощенности их генотипов генами гибридного некроза показало определенную стабильность по временным периодам в соотношении генотипов

без генов некроза и с генами *Ne1* и *Ne2*. Однако число сортов с генотипом *ne1ne1Ne2Ne2* в процессе селекции постепенно, хотя и незначительно, показывает тенденцию к преимущественному увеличению.

Авторы выражают искреннюю благодарность докторам биологических наук С.П. Мартынову и Т.И. Одинцовой за помощь при оформлении данной рукописи в печать.

Работа выполнена при бюджетном финансировании.

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

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

Авторы заявляют, что у них нет конфликтов интересов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Пухальский В.А. Материалы к изучению генов гибридного некроза в роде *Triticum* L. // Генетика. 1996. Т. 32. № 4. С. 541–546.
2. Tsunewaki K. Geographical distribution of necrosis genes in common wheat. I. Genetic basis of necrosis // Annu. Rept. Nat. Inst. Genet. Jap. 1964. № 15. P. 71–79.
3. Tsunewaki K., Nishikawa K.N. Frequencies of *Ne1* and *Ne2* genes in emmer and common wheats // Annu. Rept. Nat. Inst. Genet. Jap. 1963. № 14. P. 64–69.
4. Zeven A.C. Geographical distribution of genes of hybrid necrosis in wheat // Euphytica. 1966. V. 15(3). P. 281–284.
5. Zeven A.C. Eighth supplementary list of wheat varieties classified according to their genotype for hybrid necrosis // Euphytica. 1981. V. 30(1). P. 521–539.
6. Мартынов С.П., Добротворская Т.В., Пухальский В.А. Динамика генетического разнообразия сортов озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), районированных на территории России в 1929–2005 гг. // Генетика. 2006. Т. 41. № 10. С. 1359–1370.
7. Декапрелевич Л.Л. О нежизнеспособном потомстве при скрещивании пшениц // Список докл. и тез. Всес. Съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству. Л.: 1929.
8. Костюченко И.А. Явление преждевременной гибели гибридов при скрещивании пшениц // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. Сер. А. 1936. № 19. С. 127–137.
9. Hermesen J.G.T. Quantitative investigations on progressive necrosis in wheat hybrids // Euphytica. 1960. V. 9(1). P. 141–172.
10. Hermesen J.G.T. Sources and distribution of the complementary genes for hybrid necrosis in wheat // Euphytica. 1963. V. 12. P. 147–160.
11. Hermesen J.G.T. The genetic basis of hybrid necrosis in wheat // Genetica (Netherlands). 1963. V. 4. P. 245–287.
12. Tsunewaki K. Monosomic and conventional gene analyses in common wheat. III Lethality // Jap. J. Genet. 1960. V. 35. № 4. P. 71–75.
13. Nishikawa K. Mapping of necrosis genes *Ne1* and *Ne2* // EWAC Newslett. 1974. № 4. P. 73–74.
14. 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.
15. Hermesen J.G.T. Classification of wheat varieties on the basis of their genotype of necrosis // Euphytica. 1959. V. 8(1). P. 37–46.
16. Мартынов С.П., Добротворская Т.В., Крупнов В.А. Генетический анализ использования двух видов пырея (*Agropyron*) в селекции мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) на устойчивость к болезням // Генетика. 2016. Т. 52. № 2. С. 179–188.
17. Пухальский В.А., Билинская Е.Н. Некротические генотипы современных сортов яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) России, Украины и Казахстана // Генетика. 1997. Т. 33. № 1. С. 1523–1528.
18. Pukhalskyi V.A., Martynov S.P., Dobrotvorskaya T.V. Analysis of geographical and breeding related distribution of hybrid necrosis // Euphytica. 2000. V. 114. P. 233–240.
19. Пухальский В.А., Билинская Е.Н., Кудрявцев А.М. Мониторинг отягощенности геномов сортов озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) генами гибридного некроза // Генетика. 2018. Т. 54. № 12. С. 1466–1472. <https://doi.org/10/1134/S0016675818120123>
20. Singh S., Chaudhary H.K., Sethi G.S. Distribution and allelic expressivity of genes for hybrid necrosis in some elite winter and spring wheat ecotypes // Euphytica. 2000. V. 112. P. 95–100.
21. Zeven A.C. The spread of bread wheat over the Old World since the neolithicum as indicated by its genotype for hybrid necrosis // J. Agriculture Traditionne Lleet. de Botanique Appliquee. 1980. V. 27(1). P. 19–53.
22. Srivastva P.S.L., Singh S.R. Identification of genes for hybrid necrosis in wheat // Indian J. Genet. 1988. V. 35. P. 71–72.
23. Bijral J.S., Gupta B.B., Singh B. et al. Hybrid necrosis in wheat // Indian J. Genet. 1990. V. 50. P. 189–191.
24. Pukhalskyi V.A., Martynov S.P., Bilinskaya E.N. Distribution of hybrid necrosis genes in common wheat cultivars of Australia // Annual Wheat Newsletter. 2009. V. 49. P. 125–127.
25. McIntosh R.A., Hart G.E., Gale M.D. Catalogue of gene symbols for wheat. 1990. Supplement // Cer. Res. Comm. 1990. V. 18(1–2). P. 141–157.
26. Рункина Л.А. О возможной связи генов гибридного некроза с генами, контролирующими другие селекционно-ценные признаки // Бюлл. ВИР. 1991. Вып. 210. С. 24–26.
27. Мережко А.Ф., Рункина Л.А. Изогенные линии яровой мягкой пшеницы по генам гибридного некроза // Сб. тр. ИЦИГ СО РАН “Генетические основы признаков продуктивности растений”. Новосибирск: 1992. С. 119–121.
28. Пухальский В.А., Рыбакова М.И., Иорданская И.В. Селективное наследование некротических генотипов у озимой мягкой пшеницы // Докл. Россельхозакадемии. 1998. № 1. С. 3–4.

## Comparative Study of the Genetic Diversity of Hybrid Necrosis Genes in Modern Russian Cultivars of Spring Bread Wheat (*Triticum aestivum* L.)

V. A. Pukhalskij<sup>a,\*</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

\*e-mail: pukhalsk@vigg.ru

The genetic diversity of hybrid necrosis genes in 113 modern Russian spring bread wheat cultivars was studied. The genomes of 83 (73.4%) cultivars were found to be non-carriers of hybrid necrosis genes (genotype *ne1ne1ne2ne2*). The genomes of 14 cultivars (12.4%) carry the *Ne1* gene (genotype *Ne1Ne1ne2ne2*), while 16 cultivars (14.2%) are *Ne2*-carriers (genotype *ne1ne1Ne2Ne2*). Among the *Ne1*-carriers, the *w* and *m* alleles were discovered, and among the *Ne2*-carriers, the *w*, *m*, *ms* and *s* alleles were found. It was suggested that greater diversity of the cultivars according to allele strength determines the advantage of the *ne1ne1Ne2Ne2* genotype over the *Ne1Ne1ne2ne2* genotype manifested by the fact that cultivars with the *ne1ne1Ne2Ne2* genotype are allowed for commercial use in 10 ecological regions, while those with the *Ne1Ne1ne2ne2* genotype, in seven. In different regions, the frequencies of *Ne1*-carriers vary from 4.8 to 20.7%, and those of *Ne2*-carriers, from 6.0 to 66.7%. Certain stability for frequencies of non-carriers, *Ne1*- and *Ne2*-carriers was observed in different years. However, the number of cultivars of the *ne1ne1Ne2Ne2* genotype tends to increase, although slightly, during breeding.

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