

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И СИЛА АЛЛЕЛЕЙ ГЕНОВ ГИБРИДНОГО НЕКРОЗА В ГЕНОТИПАХ КАНАДСКИХ СОРТОВ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ (*Triticum aestivum* L.)

© 2023 г. В. А. Пухальский^{1, *}, В. С. Рубец², Е. Н. Билинская¹, А. М. Кудрявцев¹

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

²Российский государственный аграрный университет — МСХА им. К.А. Тимирязева, Москва, 127434 Россия

*e-mail: pukhalsk@vigg.ru

Поступила в редакцию 08.06.2023 г.

После доработки 22.06.2023 г.

Принята к публикации 28.06.2023 г.

Исследовано генетическое разнообразие 30 канадских сортов яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.). Показано наличие двух типов сортов яровой мягкой пшеницы Канады, различающихся по некрозным генотипам. Одни сорта имели генотип *ne1ne1Ne2Ne2*, а вторые — генотип *ne1ne1ne2ne2*. Генотип *Ne1Ne1ne2ne2* отсутствует. Гены *Ne2* представлены аллелями средней силы — *ms* и сильными — *s*. По родословным определены сорта-доноры гена *Ne2*.

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

DOI: 10.31857/S0016675823110115, EDN: NNKKRK

Оптимизация селекционного процесса при создании новых сортов пшеницы напрямую зависит от результатов изучения геномов исходного селекционного материала с использованием различных генетических маркеров. К таким маркерам можно отнести и гены гибридного некроза, позволяющие выявлять как видовую специфичность этих генов [1], так и их распределение по геномам в различных регионах и странах [2–5]. В результате появляется возможность понимания микроэволюционных процессов, происходящих в популяциях сортов пшеницы в результате селекции и влияния на нее антропогенного фактора [6].

Фенотипически гибридный некроз проявляется в летальности или сублетальности растений первого гибридного поколения в результате отмирания и недоразвития листьев в разные фазы онтогенеза пшеничного растения (табл. 1). Гибридный некроз определяется комплементарным взаимодействием двух доминантных генов *Ne1* и *Ne2* [7–9]. Оба гена находятся в геноме В: ген *Ne1* — на хромосоме 5BL на расстоянии от центromеры 10.5 ± 2.0 единиц генетической карты, а ген *Ne2* — на хромосоме 2BS на расстоянии 9.4 ± 1.5 единиц генетической карты от центromеры [10, 11]. Эти данные подтверждены созданием молекулярных карт гибридного некроза [12–14]. Для генов *Ne1* и *Ne2* установлена серия из трех аллелей: слабый *w* (*weak*), средний *m* (*moderate*) и сильный *s* (*strong*). Для гена *Ne2* описаны еще два аллеля промежу-

точной силы — *wm* (*moderately*) и *ms* (*moderately strong*). Степень проявления гибридного некроза зависит от сочетания в генотипах первого поколения различных по силе аллелей генов гибридного некроза (табл. 2).

Силу аллелей генов гибридного некроза определяют только в первом гибридном поколении, так как в F_2 существуют различия между растениями в проявлении признаков некроза, зависящие от дозы генов некроза в генотипах [6].

В целом, проведение исследований по установлению частоты встречаемости сортов пшеницы, отягощенных генами гибридного некроза, обусловлено возможностью проводить на этой основе дальнейшую оптимизацию генетической теории селекции.

В настоящем сообщении приводятся данные по сравнительному исследованию отягощенности генотипов генами гибридного некроза современных канадских сортов яровой мягкой пшеницы, допущенных для возделывания в разных регионах Канады.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для наших исследований послужили образцы 30 сортов яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) Канады, полученные из коллекции Всероссийского института генетических

Таблица 1. Степень проявления гибридного некроза ([8] с сокращением)

Степень проявления	Фаза проявления первого симптома	Степень угнетения	Масса 1000 зерен
0	Нет симптомов	Нормальное созревание	Норма
1	Максимальная высота растения	Нормальное созревание	Норма
2	Колошение	Преобладают нормальные растения	В большинстве случаев норма
3	Выход в трубку	Несколько ослабленный рост	Менее 30 г
4	Кушение	Преждевременное прекращение роста	15–30 г
5	Начало кушения	Уменьшенное число колосьев, колосков	Менее 15 г
6	2–3 листа	Мало колосьев, все без зерен	–
7	2 листа	Несколько побегов, не образующих колосья	–
8	1–2 листа	3–6 листьев, побег	–

ресурсов растений им. Н.И. Вавилова. В качестве тестеров использовали сорта яровой мягкой пшеницы Marquillo (генотип $Ne1^fNe1^sne2ne2$), Triso ($ne1ne1Ne2^sNe2^s$), Granni ($ne1ne1Ne2^sNe2^s$), Мисс ($ne1ne1Ne2^sNe2^s$). Скрещивание сортов с тестерами проводили в полевых условиях твел-методом с изоляцией колосьев. Наличие в генотипах генов гибридного некроза и силу их аллелей определяли в F_1 на разных стадиях онтогенеза растений, используя критерии, представленные в табл. 1, 2.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные данные приведены в табл. 3. Как видно из приведенных данных, 18 из изученных сортов имеют генотип $ne1ne1Ne2Ne2$ (носители гена $Ne2$), а 12 сортов являются неносителями генов некроза (генотип $ne1ne1ne2ne2$).

Анализ родословных изучавшихся сортов позволил установить сорта, передавшие в результате скрещиваний ген некроза вновь созданным сортам [15]. Так, в геном сорта Katerwa ген некроза попал в результате скрещивания от сорта Неерава, дважды встречавшегося в родословной. Сорт Нараяо получил ген некроза от сорта Maniton, который в свою очередь унаследовал этот ген от сорта Thatcher. Сорт Leader получил ген некроза от сорта

Chris (генотип $ne1ne1Ne2Ne2$). В генотип сорта Roblin ген $Ne2$ попал или от одной из линий – RL-4359 или RL-4353, в родословную которых входит сорт Неерава (генотип $ne1ne1Ne2Ne2$). Возможно сорт Roblin унаследовал по одной хромосоме 2BS с геном $Ne2$ от каждой из этих линий. Сорт Colymbus, входящий в родословную сортов AC Minto, AC Kenzie, Pasqua, передал в их генотипы ген $Ne2$, который в свою очередь был им получен от сорта Неерава. От сорта Неерава ген $Ne2$ вошел и в родословную сорта Kenyon. Ген $Ne2$ в генотип сорта Cutler мог попасть из генотипов двух сортов. Это сорта Ciano-67 (генотип $ne1ne1Ne2^wNe2^w$) и Sonora-64 (генотип $ne1ne1Ne2^sNe2^s$), входящие в его родословную [16, 17]. Эти же два сорта входят в родословную сорта Oslo, но как и в предыдущем случае, трудно определить донора гена $Ne2$. Скорее всего – это сорт Sonora-64, так как сорт Ciano-67 несет слабый аллель w гена $Ne2$, а сорт Oslo – сильный аллель s .

В генотип сорта Biggar ген $Ne2$ попал от сорта Tobari-66. Сорт AC Taber унаследовал ген $Ne2$ от линии HY-320 (генотип $ne1ne1Ne2^mNe2^m$). Линия RL-4386 (генотип $ne1ne1Ne2^mNe2^m$), получившая ген $Ne2$ от сорта Неерава, передала этот ген сорту CDC Merlin. При создании сорта AC Majestic в скрещиваниях дважды использовались сорта Colymbus и Неерава, несущие ген $Ne2$. Поэтому трудно определить, какой из этих сортов является в данном случае донором этого гена.

У гибридов первого поколения от скрещивания тестеров с сортами Katerwa, Chester, Wildecut, Roblin, AC Minto, CDC Teal, Pasqua, Kenyon, Cutler, Oslo, MC Kenzie, AC Taber, AC Majestic и AC Domain симптомы гибридного некроза в F_1 проявились в начале появления третьего листа, а затем растения погибали, что свидетельствует о присутствии в их геноме сильного аллеля гена

Таблица 2. Степень гибридного некроза в баллах в зависимости от сочетания аллелей генов $Ne1$ и $Ne2$ [9]

$Ne1$	$Ne2$				
	w	wm	m	ms	s
w	0	0	0–1	1–2	2–3
m	1–2	3–4	4–5	5–6	6
s	3–4	5–6	6–7	7–8	8

Таблица 3. Генотипы по генам гибридного некроза канадских сортов яровой мягкой пшеницы

№ п.п.	Каталог ВИР	Сорт	Родословная	Генотип*
1	к-49261	Glenlea	UM-530/(Vex)CB-100	<i>ne 1ne2</i>
2	к-59026	Katepwa	Neepawa*6/RL-2438/3/Neepawa*6//CI-81542/2*-Frocor	<i>ne 1Ne2^s</i>
3	к-60583	Napayo	Manitou*2/RL-4124	<i>ne 1Ne2^{ms}</i>
4	к-61224	Chester	Renown/s-615//Rescue/3/kendee/4/Mida/Cadet	<i>ne 1Ne2^s</i>
5	к-61227	Leader	Fortuna/Chris	<i>ne 1Ne2^{ms}</i>
6	к-62153	Altar	Tobart-66(SIB)//Desconocido/ Frocor	<i>ne 1ne2</i>
7	к-62599	Bluesky	Potam-70/Gleulea	<i>ne 1ne2</i>
8	к-62600	Wildcat	NB-113/Glenlea	<i>ne 1Ne2^s</i>
9	к-62853	Laura	BW-15/BW-517	<i>ne 1ne2</i>
10	к-62855	Roblin	RL-4302/RL-4356//RL-4359/RL-4353	<i>ne 1Ne2^s</i>
11	к-62878	Ac Minto	Columbus/BW-63//Katepwa/BW-552	<i>ne 1Ne2^s</i>
12	к-62898	CDC Teal	BW-514/Benito//BW38(CAN)	<i>ne 1Ne2^s</i>
13	к-63179	Pasqua	BW-63*2/Columbus	<i>ne 1Ne2^s</i>
14	к-63482	Kenyon	Neepawa*5/Bick-Manantial	<i>ne 1Ne2^s</i>
15	к-64150	BW90	9505-LP-03-A/Jorney//Lillian	<i>ne 1ne2</i>
16	к-64447	Cutler	Ciano-67/4/Sonora-64/Yaqui-50-E-5//Gaboto/3/Inia-66	<i>ne 1Ne2^s</i>
17	к-64448	Oslo	Sonora-64/Yaqui-50-E//Guajolote/3/Inia-66/4/Ciano-67//Elgin/Sonora-64	<i>ne 1Ne2^s</i>
18	к-64561	Biggar	Tobari-66/Romany-66	<i>ne 1Ne2^{ms}</i>
19	к-64562	AC Nanda	FB-42/B-109	<i>ne 1ne2</i>
20	к-64563	MC Kenzie	Columbus/Amidon	<i>ne 1Ne2^s</i>
21	к-64565	AC Cadillac	BW-90*3/BW553	<i>ne 1ne2</i>
22	к-64596	AC Barrie	Neepawa/Cjlumbus(Cid-188385)//BW-90	<i>ne 1ne2</i>
23	к-64699	AC Taber	HY-320*3/BW-553	<i>ne 1Ne2^s</i>
24	к-64976	CDC Merlin	RL-4386//BW-525/BW-37	<i>ne 1Ne2^{ms}</i>
25	к-64978	AC Phil	PT-303/Dirkwin//Keniya-321/Fieldwin	<i>ne 1ne2</i>
26	к-64979	AC Majestic	Columbus*2//Saric-70/Neepawa/3/Columbus*5//Saric-70/Neepawa	<i>ne 1Ne2^s</i>
27	к-64980	AC Corinne	Glenlea*6/RL-4137	<i>ne 1ne2</i>
28	к-65005	AC Cabriel	Frontana/2*Belvedere	<i>ne 1ne2</i>
29	к-62877	AC Reed	PT-303/Dirkwin//Kenya-321/Feldwin	<i>ne 1ne2</i>
30	62919	AC Domain	BW-83/ND-585	<i>ne 1Ne2^s</i>

* — в таблице представлен гаплоидный генотип.

Ne2 — *s*. Аллель средней силы *ms* характерен для генов гибридного некроза сортов Napayo, Ltader, Biggar, CDC Merlin. Растения этих сортов или образывали побеги, не доходящие до образования колоса, или же гибнущие в фазу 4–5 листьев.

Полученные данные показали, что за длительный период селекции (около, и даже более, 100 лет) селекционерам Канады не удалось полностью освободить селекционные популяции пшеницы от генов гибридного некроза. Объясняется этот феномен сцеплением некротических генов (осо-

бенно гена *Ne2*) с генами, детерминирующими устойчивость к бурой листовой ржавчине пшеницы [18]. Так, в хромосоме 2В, несущей ген *Ne2*, содержится четыре гена — *Lr13*, *Lr16*, *Lr23* и *Lr35*. Этим генам свойственно аддитивное взаимодействие, обуславливающее высокую устойчивость к бурой листовой ржавчине [19]. Среди этих генов особое значение в условиях Канады имеет ген устойчивости взрослых растений *Lr13*, не теряющий свою эффективность более пятидесяти лет [20]. Как считают А.Р. Roelts [21] и J.A. Koloner

[22], вообще гены *Lr13* и *Lr34* (хромосома 7D) наиболее эффективно детерминируют устойчивость сортов пшеницы к бурой листовой ржавчине в большинстве регионов мира. По имеющимся у нас данным [15] сорта с генотипом *ne1ne1Ne2Ne2* (табл. 3) несут в своем геноме ген *Lr13* в сочетании, в зависимости от генома, и с другими генами устойчивости к бурой листовой ржавчине. В геномах сортов с генотипом *ne1ne1Ne2ne2* ген *Lr13* установлен только у пяти сортов: Glenela, CDC Teal, AC Barrie, AC Reed, AC Cabriel, получившими этот ген в результате кроссинговера.

Интересно, что (по литературным данным [6]) некрозные генотипы канадских сортов яровой мягкой пшеницы, созданных в период с 1907 по 1974 гг., выглядели следующим образом. Группа созданных сортов, но не допущенных к коммерческому использованию, состояла из 11 образцов и включала 3 сорта с генотипом *ne1ne1Ne2Ne2* — два сорта с генотипом *Ne1Ne1Ne2ne2* и шесть сортов с генотипом *ne1ne1Ne2ne2*. Группа сортов, допущенных к коммерческому использованию, состояла из 14 сортов, из которых генотип *ne1ne1Ne2Ne2* имели 4 сорта, генотип *Ne1Ne1Ne2ne2* — 2 сорта и генотип *ne1ne1Ne2ne2* — 8 сортов. Одновременно было отобрано и зафиксировано 27 селекционных линий, из которых генотип *Ne1Ne1Ne2ne2* имели 10 линий (37%), *ne1ne1Ne2Ne2* — 8 линий (30%) и генотип *ne1ne1Ne2ne2* — 9 линий (33%). В дальнейшем линии с генотипами *ne1ne1Ne2Ne2* и *ne1ne1Ne2ne2* широко использовались в селекционных программах. Сравнение этих данных с полученными нами (табл. 3) свидетельствует, что селекционные программы Канады привели к изъятию из геномов сортов яровой мягкой пшеницы гена *Ne1* и существенному увеличению генотипов, несущих ген *Ne2*, а вместе с ним — к увеличению эффективных в условиях ряда регионов Канады генов устойчивости к бурой листовой ржавчине *Lr13*, *Lr16*, *Lr23* и *Lr35*.

При этом селекционеры Канады, как и селекционеры Австралии, Китая и России [13, 23], часто не зная, несет ли генотип сорта ген *Ne2*, при выборе исходного материала для скрещивания ориентируются прежде всего на устойчивость сортов к листовой бурой ржавчине, наиболее эффективно определяемой геном *Lr13* в сочетании с генами *Lr16* и *Lr23*. Одновременно может иметь значение и факт селективного преимущества генотипа *ne1ne1Ne2Ne2* над генотипом *Ne1Ne1Ne2ne2* — наличием генов, определяющих склонность растений к влажным условиям произрастания [24], а также обладающими другими хозяйственно ценными признаками [25, 26]. Все это в целом показывает, что ген *Ne2* оказывает определенное влияние на изменение подходов при составлении программ селекции пшеницы в определенных регионах мира.

Однако все вышеизложенное не снимает вопрос о возможном возникновении проблем, вызванных необходимостью использования в селекционных программах форм с генотипом *Ne1Ne1Ne2ne2*.

Авторы выражают искреннюю благодарность доктору биологических наук Т.И. Одинцовой и М.П. Слезиной 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. Pukhalskiy V.A. Data on hybrid necrosis genes in the genus *Triticum* L. // Russian J. Genetics. 1996. V. 32(4). P. 469–471.
2. Tsunewaki K. Geographical distribution of necrosis genes in common wheat. I. Genetic basis of necrosis // Annu. Rep. Nat. Inst. Genet. Jap. 1964. V. 15. P. 74–79.
3. Tsunewaki K., Nishikava K.N. Frequencies of *Ne1* and *Ne2* genes in emmer and common wheats // Annu. Rep. Nat. Inst. Genet. Jap. 1963. V. 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 hybrid necrosis // Euphytica. 1981. V. 30(1). P. 521–539.
6. Пухальский В.А., Мартынов С.П., Добротворская Т.В. Гены гибридного некроза пшениц (Теория вопроса и каталог носителей летальных генов). Москва: Изд-во ТСХА, 2002. 315 с.
7. Hermesen J.G.T. Quantitative investigations on progressive necrosis in wheat hybrids // Euphytica. 1960. V. 9(1). P. 141–172.
8. Hermesen J.G.T. The genetic basis of hybrid necrosis in wheat // Genetica (Netherlands). 1963. V. 12. P. 245–287.
9. Hermesen J.G.T. Hybrid necrosis as a problem for the wheat breeder // Euphytica. 1963. V. 12. P. 1–16.
10. Tsunewaki K. Monosomic and conventional gene analyses in common wheat. III. Lethality // Jap. J. Genet. 1960. V. 35. № 4. P. 71–75.
11. Nishikava K. Mapping of necrosis genes *Ne1* and *Ne2* // EWAC Newslett. 1974. № 4. P. 73–74.
12. 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.

13. Si Y., Zheng S., Niu J. et al. Fine mapping of hybrid necrosis gene *Ne1* in common wheat (*Triticum aestivum* L.) // Theor. Appl. Genet. 2021. V. 134. № 8. P. 2603–2611.
14. Zhang M., Luv S., Wang S. et al. Fine mapping and distribution analysis of hybrid necrosis genes *Ne1* and *Ne2* in wheat in China // Theor. Appl. Genet. 2022. 135(4). P. 1177–1189.
15. Мартынов С.П., Доброворская Т.В., Крупнов В.А. Анализ распространения генетического материала *Triticum timopheevi* Zhuk. в сортах мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) // Генетика. 2018. Т. 54. № 2. С. 177–186.
<https://doi.org/10.7868/S0016675818020121>
16. Gill K.S., Ghai B., Gupta M. Genetic and development analysis of hybrid necrosis in wheat // Ind. J. Genet. Plant Breeding. 1972. V. 32(1). P. 12–17.
17. Петросян Дж.А., Бекназарян Л.Г. Распределение генов некроза у низкостебельных сортов *Triticum aestivum* L. Пятнадцатый список летальных генов // Тр. ин-та земледелия Арм. ССР. Серия Пшеница. 1974. № 2. С. 21–24.
18. McIntosh R.A., Hart G.E., Gale M.D. Catalogue of gene symbols for wheat. Suppl. // Cer. Res. Comm. 1990. V. 18(1–2). P. 141–157.
19. Samborski D.Y., Dyck P.L. Enhancement of resistance to *Puccinia recondite* by interactions of resistance genes in wheat // Can. J. Plant Pathol. 1982. V. 4. P. 152–156.
20. Михайлова Л.А. Устойчивость пшеницы к бурой ржавчине // Идентифицированный генофонд растений и селекция. Санкт-Петербург: Наука, 2005. С. 513–527.
21. Roelfs A.P. Resistance to leaf and stem rusts in wheat // Breeding Strategies for Resistance to Rust of Wheat. Mexico: Int. Maize and Wheat Improvement Center, 1988. P. 10–19.
22. Kolmer J.A. Genetics of resistance to wheat leaf rust // Annu. Rev. Phytopath. 1996. V. 34. P. 435–455.
23. Pukhalskiy V.A., Martynov S.P., Bilinskaya E.N. Distribution of hybrid necrosis genes in common wheat cultivars of Australia // Ann. Wheat Newsletter. 2003. V. 14. P. 125–127.
24. Pukhalskiy V.A., Martynov S.P., Dobrovorskaya T.V. Analysis of geographical and breeding-related distribution of hybrid necrosis in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) // Euphytica. 2000. V. 114. P. 233–240.
25. Рункина Л.А. О возможной связи генов гибридного некроза с генами, контролирующими другие селекционно ценные признаки // Бюлл. ВИР. 1991. Вып. 210. С. 24–26.
26. Мережко А.Ф., Рункина Л.А. Изогенные линии яровой мягкой пшеницы по генам гибридного некроза // Сб. тр. ИГиГ СО РАН “Генетические основы признаков продуктивности растений”. Новосибирск: Наука, 1992. С. 119–121.

Distribution and Allele Strength of Hybrid Necrosis Genes in the Genotypes of Canadian Cultivars of Spring Bread Wheat (*Triticum aestivum* L.)

V. A. Pukhalskiy^{a,*}, V. S. Rubets^b, E. N. Bilinskaya^a, and A. M. Kudryavtsev^a

^aVavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia

^bTimiryazev Russian State Agrarian University, Moscow, 127434 Russia

*e-mail: pukhalsk@vigg.ru

The occurrence of two types of cultivars of spring bread wheat of Canada that differ in their necrotic genotypes was shown. The cultivars of one type had the *ne1ne1Ne2Ne2* genotype, and the cultivars of the second type had the *ne1ne1ne2ne2* genotype. The *Ne1Ne1ne2ne2* genotype was not found. The *Ne2* genes were represented by medium strength, *ms*, and strong alleles, *s*. By pedigree analysis, the donors of the *Ne2* gene were identified.

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