

Новая гипотеза о происхождении твердой пшеницы *triticum durum* Desf., в связи с гексаплоидным уровнем ее количественных признаков

Романов Б. В.

Филогенетические исследования на субгеномном уровне (диплоидный геном-феном) количественных признаков пшеницы, показали гексаплоидный (трехфеномный) уровень этих признаков у тетраплоидного *Triticum durum* Desf. AABB. Используя данный факт, выдвинута гипотеза, что твердая пшеница является «модифицированным» гексаплоидом и предложена новая модель происхождения *T. durum*.

Ключевые слова: *филогенетические исследования на субгеномном уровне, вклад диплоидного генома, уровень количественного признака, модифицированный гексаплоид.*

New hypothesis about the origin of durum wheat *triticum durum* Desf., in connection with hexaploid level of its quantitative signs

B. W. Romanov

Phylogenetic researches at subgenomic level (diploid genome-phenome) quantitative signs of wheat, shows hexaploid (triplephenome) level of its signs at tetraploid *Triticum durum* Desf. AABB. Using this fact, suppose was launched, that durum wheat is “modified” hexaploid and new model of *T. durum* origin was offered.

Keywords: *phylogenetic researches at sub genomic level, contribution of diploid genome, level of quantitative sign, modified hexaploid.*

По современным представлениям твердая пшеница произошла из полбы *T. dicoccum* Schubl. AABB, при накопления микромутаций, приведших к переходу от трудного обмолота колоса у нее, к легкому у *T. durum* Desf. AABB [7, 2]. Однако переходных форм от *T. dicoccum* к *T. durum* в посевах первой не отмечается. Следовательно, версия о постепенном происхождении твердой пшеницы, крайне уязвима, поскольку не подкреплена соответствующим фактическим материалом (промежуточными переходными формами), что неизбежно имело бы место.

В то же время, в результате филогенетических исследований на субгеномном уровне в вегетационных опытах показано, что тетраплоидная

твердая пшеница *T. durum* AABB обладает гексаплоидным уровнем зерновой продуктивности [8]. Используя признаки диплоидных источниковисходных геномов в качестве феномогенных маркеров (диплоидный геном-феном), зафиксировано, что зерновая продуктивность *T. durum* AABB, соответствует вкладу трех субгеномов или элементарных диплоидных геномов AA+BB+BB или AA+AA+BB (поскольку вклады AA и BB примерно равны), а не двух (AA+BB) согласно двухгеномной ее природе. Как это не парадоксально, но *T. durum* AABB, так же как и гексаплоидная трехгеномная мягкая пшеница *T. aestivum* L. AABBDD, обладает аналогичным гексаплоидным трехфеномным уровнем продуктивности. То есть *T. durum* представляется как «модифицированный» или скрытый гексаплоид. Этот факт также не в пользу постепенного происхождения твердой пшеницы непосредственно из *T. dicoccum* Schuebl. AABB. Вместе с тем он позволяет понять ее приоритетное использование в производстве по сравнению с другими тетраплоидными пшеницами. Очевидно, что именно гексаплоидный трехфеномный уровень ее продуктивности сыграл здесь решающую роль.

Цель настоящих исследований подтвердить гексаплоидный трехфеномный уровень количественных признаков твердой пшеницы и предложить новую гипотезу ее происхождения. Для этого проведен сравнительный анализ количественных признаков твердой пшеницы с выделенным из нее в результате спонтанной мутации *T. dicoccum*. Единичное растение спонтанного мутанта *T. dicoccum*, обнаруженное в посевах исходной твердой пшеницы, вначале было воспринято, как более высокорослая безостая ее форма. Внешне (по фенотипу) оно не было похоже на полбу, а больше походило на безостую более высокорослую исходную форму. Поскольку безостые формы у *T. durum* AABB достаточно редки, его семена сохранили, и на следующий год высеяли отдельно. Однако при созревании обнаружилось, что они представляют собой типичные растения *T. dicoccum* (рис. 1).



Рисунок 1 — Колосья исходного *T.durum* Desf. (справа) и выделенного из него в результате спонтанной мутации образца *T.dicossum*

Учитывая гексаплоидный трехфеномный уровень продуктивности твердой пшеницы, можно полагать, что выщепившийся из нее *T.dicossum* AABV, в отличие от первой, обладает, как и должно, тетраплоидным уровнем аналогичных количественных признаков.

При определении уровня продукционных количественных признаков выщепившейся полбы и исходной твердой пшеницы их высевали одновременно в одинаковых условиях. После уборки определяли массу 1000 зерен и массу зерна с колоса, проанализировав по 30 колосьев каждого образца. Статистическая обработка данных по Б. А. Доспехову [4].

В работе В. Г. Конарева и др., [6] показано, что у гексаплоидного *T.aestivum* L. AABVDD сорта Кэнтач, масса 1000 зерен 30 г, а у выделенного из него тетраформы (тетраКэнтач AABV) — 19,8 г. Соответственно, вклад генома DD в признак гексаплоида составляет 10,2 г, или 1/3 признака. То есть масса 1000 зерен мягкой пшеницы *T.aestivum* AABVDD= AABV+ DD; 30 г = 19,8 г+10,2 г. В то же время, учитывая вклад двойного диплоидного генома как соответствующую единицу (феном), что показано при филогенетическом исследовании зерновой продуктивности, можно массу

1000 зерен мягкой пшеницы представить следующим образом: *T.aestivum* «AABB"DD («9,9+9,9»+10,2=30). Как видно из данных табл.1 тот же количественный признак *T.durum* (46г) четко на 1/3 превышает таковую у *T.dicoccum* (31г). Принимая выщепившуюся полбу, как своеобразную «тетраформу» твердой пшеницы, можно констатировать, что последняя также обладает гексаплоидным трехфеномным уровнем данного количественного признака: *T.durum* «AABB"XX («15,5+15,5»+15,0=46,0).

Таблица 1 — Продукционные показатели *T.durum* и выщепившегося из него *T.dicoccum*

Генотип	Геном	Масса 1000 зёрен, г (2012 г.)	Масса зерна с колоса, г		В ср. по генотипу
			2011 г.	2012 г.	
<i>T.dicoccum</i>	AABB	31,0	1,12	0,95	1,03
<i>T.durum</i>	AABB	46,0	1,66	1,35	1,51
НСР05			0,20	0,25	

Поскольку абсолютные величины вкладов элементарных двойных или диплоидных геномов в признак мягкой и твердой пшениц разнятся, то их лучше оценивать в процентах: AA(33) + BB(33) + DD(34) = *T.aestivum* AABBDD(100%); AA(33,7) + BB(33,7) + XX(32,6) = *T.durum* AABBXX(100%). Как видно, аналогия полная. В целом формирование данного количественного признака этих видов (или любого другого гексаплоидного вида) можно выразить как $1/3+1/3+1/3=3/3=1$ или $1+1+1=3$. То есть *T.durum*, несмотря на то, что является тетраплоидом, также как и мягкая пшеница, имеет гексаплоидный трехфеномный уровень данного признака. Поэтому вклад его третьего скрытого диплоидного генома обозначен здесь как XX.

Трехфеномный уровень твердой пшеницы можно подтвердить, воспользовавшись критерием χ^2 (табл.2). Для чего в качестве наблюдаемых частот применяем вклады геномов твердой пшеницы, а в качестве ожидаемых мягкой.

Таблица 2 — Вычисление теоретических частот (F) и критерия соответствия (χ^2) для количественного признака твердой *T.durum* AABBXX и мягкой *T.aestivum* AABBDD пшениц

Показатели	Геномы			Сумма
	AA	BB	XX	AABBXX
	AA	BB	DD	AABBDD
Ожидаемое расщепление (H0)	1	1	1	3
Наблюдаемые частоты (f)	33,7	33,7	32,6	100
Ожидаемые частоты F)	33,0	33,0	34,0	100
Разность (f-F)	+0,7	+0,7	-1,4	
Квадрат разности (f-F) ²	0,49	0,49	1,96	
Соотношение(f-F) ² / F	0,014	0,014	0,06	

Так как χ^2 факт $0,088 < \chi^2_{05} 5,99$, нулевая гипотеза о соответствии эмпирического распределения теоретически ожидаемому не отвергается, следовательно, тетраплоидная твердая пшеница, так же как и мягкая, обладает гексаплоидным трехфеномным уровнем данного количественного признака.

Это же наблюдается и по массе зерна с колоса (табл.1). Так, зная двухгеномную природу *T.dicoccum* определяем вклад диплоидного генома в его признак: $1,03 : 2 = 0,51$. Поскольку полигеномные генотипы полбы и твердой пшеницы состоят из одних и тех же геномов, и вклады их в соответствующие количественные признаки практически одинаковы, вычисляем уровень признака у тетраплоида *T.durum*: $1,51 : 0,51 = 2,96 \approx 3$. Значит *T.durum* AABB обладает трехфеномным гексаплоидным уровнем и данного признака. Можно вначале определить вклад диплоидного генома в признак *T.durum* исходя из трехфеномной ее природы, а потом рассчитать уровень признака полбы. Суть от этого не изменится. Главное гексаплоидный трехфеномный уровень тетраплоидной твердой пшеницы подтверждается как по массе 1000 зерен, так и по массе зерна с колоса. Что и требовалось доказать!

В связи с гексаплоидным трехфеномным уровнем количественных признаков тетраплоида *T.durum*, хотелось бы обратить внимание на то, что обратной стороной широкого распространения автополиплоидии и аллополиплоидии является своеобразное явление «сверхконъюгации» хромосом, известное под названием аутосиндеза или аллосиндеза (самосоединения). Сущность этого явления состоит в том, что при

скрещивании автополиплоидной (аллополиплоидной) формы с образцами, имеющими значительно меньшее число хромосом или с очень отдаленными формами, хромосомы которые не конъюгируют с таковыми автополиплоида (аллополиплоида), многократно повторяющиеся наборы гомологичных хромосом соединяются между собой и образуют биваленты. Это происходит за счет самосоединения, или аутосиндеза (аллосиндеза), хромосом в пределах гаплоидного числа хромосом авто- или аллополиплоида, что может обуславливать правильный мейоз и более высокую фертильность у отдаленных гибридов. Однако количественные признаки, характерные для исходных более высокоплоидных растений, несомненно, должны сохраняться у вновь образующихся форм уже с меньшим числом хромосом, равно как и содержание ДНК.

В этой связи весьма показательны, что по данным В. Г. Алексеева [1] содержание ДНК у твердой пшеницы на уровне гексаплоидной *T.spelta* L. AABBDD (табл.3). Как видно от диплоида *T.monococcum* к тетраплоиду *T.persicum* содержание ДНК в мкг/100 г сухой массы увеличивается на 16,9%. В то же время от тетраплоида *T.persicum* к гексаплоиду *T.spelta* на 16,1%. Таким образом, отмечается определенное дозированное увеличение ДНК по мере повышения уровня плоидности в цепочке *T.monococcum* 16,9 *T.persicum* 16,1 *T.spelta*.

Таблица 3 — Содержание ДНК у видов образцов пшеницы, включая и *T.durum* Desf. по данным В. Г. Алексеева (1973)

Показатель	Видообразцы		
	<i>T.monococcum</i> Ab n=14	<i>T.persicum</i> AuB 2n=28	<i>T.spelta</i> AuBD 2n=42 (<i>T.durum</i> AuB)
ДНК, мкг/100 г сухой массы	145,8	175,5	209,2 (215,3)
Стабильная ДНК, мкг на 1 побег	3,0	7,2	10,6 (10,8)

Примечание: в скобках — данные, характеризующие показатели твердой пшеницы *T.durum*.

Что характерно, практически такая же разница в 18,5% наблюдается между тетраплоидными *T.persicum* и *T.durum*. Эта разница соответствует величине, определяющей разрывы между уровнями плоидности, потому что

16,9; 16,1 и 18,5% — это цифры одного порядка. То есть тетраплоид *T. durum* в этом иерархическом ряду четко идентифицируется с гексаплоидным организмом: *T. monococcum*(Ab) 16,9 *T. persicum*(A^uB) 18,5 *T. durum*(A^uB). Еще большее сходство с гексаплоидом проявляет *T. durum* по стабильной фракции. Вероятно потому, что последняя в большей степени связана с генетическим материалом ядра. Так, у диплоида (3,0) в 2 раза ниже содержание данной фракции ДНК, по сравнению с тетраплоидом *T. persicum* (7,2). В свою очередь, у гексаплоида *T. spelta* (10,6) и у тетраплоида *T. durum* (10,8) — ровно на 1/3 больше, чем у *T. persicum*. Вклад диплоидного генома, по уже известной схеме, будет примерно одинаков, если *T. durum* воспринимать как гексаплоид:

T. persicum A^uA^uBB — 7,2: 2 = 3,6 — тетраплоид (3,6+3,6=7,2)

T. spelta A^uA^uBBDD — 10,6: 3 = 3,5 — гексаплоид (3,5+3,5+3,6=10,6)

T. durum A^uA^uBB — 10,8: 3 = 3,6 — «гексаплоид» (3,6+3,6+3,6=10,8)

Следует отметить, что в вегетационных опытах *T. persicum*, так же как и *T. dicoccum* по массе зерна с колоса в настоящих исследованиях, обладал тетраплоидным двухфеномным уровнем зерновой продуктивности [9]. То есть *T. persicum* A^uB, так же как и *T. dicoccum* представляется, в отличии от *T. durum* A^uB, как истинный или настоящий тетраплоид. Поэтому, закономерное скачкообразное дозированное увеличение ДНК в цепочке тетраплоид *T. persicum* (7,2) — тетраплоид *T. durum* (10,8), аналогичное такому тетраплоид *T. persicum* (7,2) — гексаплоид *T. spelta* (10,6), подтверждает вероятность скрытой ploидности у тетраплоидной твердой пшеницы.

Таким образом, твердая пшеница *T. durum*, по-видимому, является «модифицированным» гексаплоидом. В пользу такой версии можно привести и следующие данные. Так, изучение кариотипа у женского клона Обоянской триплоидной исполинской осины через 40 лет показало, что в соматических клетках меристемы молодых листьев число хромосом диплоидное [10]. Следовательно, так же как и в случае с твердой пшеницей, эта осина, имевшая когда-то триплоидный набор, в настоящий момент, сохраняя все признаки триплоидной исполинской, фактически обладает диплоидным набором хромосом. Налицо гигантизм триплоидного растения осины, при реальном наличии диплоидного набора хромосом, что аналогично гексаплоидному трехфеномному уровню продуктивности твердой пшеницы, при ее тетраплоидном наборе хромосом.

По-видимому, не случайно именно в смешанных посевах обычной полбы *T. dicossum* $A^u A^u BB$ и *T. monosossum* $A^b A^b$ встречаются в качестве примеси, фенотипически промежуточные формы между *T. dicossum* и *T. durum* [3]. По всей видимости, формы с признаками твердой пшеницы возникают в этих посевах из-за спонтанной гибридизации полбы с однозернянкой и образовании гексаплоидного амфидиплоида $A^b A^b A^u A^u BB$. По крайней мере, искусственно синтезированные амфидиплоиды ($A^b A^b A^u A^u BB$) на основе тетракомпонентов $A^u A^u BB$ и однозернянок $A^b A^b$ по морфологическому облику были близки к твердой пшенице [5]. Исходя из этих данных, схему аллосиндетического преобразования, учитывая двойной диплоидный геном как целостную дискретную генетическую единицу, можно представить следующим образом:

Геном	$A^b A^b A^u A^u BB$	$A^b A^u B$	$(A^b \times A^u) B$	$AABV$
Хромосомы	<u>14</u> ; 14; 14	Гибриды → 7 7 7	Аллосиндез → (7 x 7) 7	Удвоение → 14; 14
Феном	1 1 1 = 3	0,5; 0,5; 0,5	<u>(0,5+0,5)</u> 0,5	2+1 = 3

Вместе с тем, зная гексаплоидный уровень количественных признаков твердой пшеницы, трудно представить простое превращение *T. dicossum* $AABV \rightarrow T. durum$ $AABV$ при помощи микромутаций, так как при этом должно получиться тетраплоидное растение с аналогичным (двухфеномным) уровнем количественных признаков, что в принципе наблюдается в цепочке *T. timopheevii* $AAGG \rightarrow T. militinae$ $AAGG$. В случае же с возникновением твердой пшеницы необходимо, как минимум, исходное трехгеномное растение, чтобы при реализации вкладов всех элементарных геномов иметь соответствующий гексаплоидный трехфеномный уровень количественных признаков.

Гексаплоидный трехфеномный уровень количественных признаков твердой пшеницы *T. durum* $AABV$, соответствующее содержание ДНК и другие факты указывают на то, что он может являться модифицированным гексаплоидом. Поэтому предложена новая гипотеза происхождения твердой пшеницы из первоначального гексаплоидного исходного растения, и представлена возможная схема возникновения такого скрытого или модифицированного гексаплоида.

Список литературы

1. Алексеев В. Г. Гетерогенность ДНК проростков пшеницы и активность генома /В. Г. Алексеев // Труды по прикл. бот., генет. и селекц. 1973. Т. 52 Вып.1. — С. 46–56.
2. Васильчук Н.С., Дружкин А.Ф., Шутарева Г. И. Современные взгляды на происхождение твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.)
3. Вестник Саратовского государственного университета им. Н. И. Вавилова. 2009. № 10. — С.9–14.
4. Дорофеев В. Ф. Пшеницы Закавказья / В. Ф. Дорофеев // Труды по прикл. бот., генет. и селекц. Л.:ВИР, 1972. Т. 47. Вып.1. — С. 5 — 178.
5. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта / Б. А. Доспехов. М.: Колос, 1985. — 352 с.
6. Иванов Г.И., Корунчикова В. В. Амфидиплоиды, полученные на основе тетракомпонентов *T.aestivum* L. и диплоидных видов пшеницы // Доклады ВАСХНИЛ, 1981. № 3. С. 3 — 5.
7. Конарев В. Г. Губарева Н.К., Гаврилюк И.П., Бушук В. Идентификация генома Д у пшениц по глиадину // Вестник с.-х.науки, 1972. № 7. С. 108–114.
8. Культурная флора СССР. Т.1. Пшеница. Л.: Колос, Ленинградское отделение. 1979. — 348с.
9. Романов Б.В. К вопросу о гекса- и октоплоидном уровне количественных признаков у голозерных тетраплоидных видов пшеницы // С.-х. биология. 2006. № 3. — С.101–108.
10. Романов Б. В. Введение в феномогеномику количественных признаков рода *Triticum* п. Персиановский. 2010. — 136 с.
11. Сиволапов А. И. Онтогенетическая изменчивость кариотипов древесных растений с измененными числами хромосом // 2 съезд ВОГиС. СПб. 1—5 февраля 2000.- Тезисы докл. СПб, 2000. Т.1. — С.222.