

Л.П. Хлебова

Влияние температуры на рекомбинагенез у межвидовых гибридов пшеницы

L.P. Khlebova

The Influence of Temperature on the Recombination Process of Interspecific Wheat Hybrids

Изучена конъюгация хромосом в мейозе у межвидовых гибридов пшеницы *Triticum durum* Desf. x *Triticum timopheevii* Zhuk. в различных температурных режимах выращивания. Влияние температуры на рекомбинагенез определяется генотипом и зависит от устойчивости растений к данному фактору. Установлено, что пшеница Тимофеева оказывает большее влияние на частоту рекомбинаций у межвидовых гибридов.

Ключевые слова: твердая пшеница, пшеница Тимофеева, генотипическое разнообразие, межвидовые гибриды, изменчивость, температурный фактор, конъюгация хромосом, рекомбинагенез, частота хиазм, биваленты, униваленты.

Основная роль в получении новых адаптивных форм как в эволюции, так и в селекции высших растений принадлежит рекомбинагенезу, в основе которого лежит мейотический кроссинговер. Основное преимущество рекомбинаций состоит в том, что они позволяют сравнительно быстро использовать созданные в течение длительной эволюции блоки коадаптированных генов. Не создавая качественных изменений в генетической информации, рекомбинации выявляют сочетания генов, на которые может действовать отбор, сохраняя одни из них и элиминируя другие. Это и обеспечивает адаптивность процесса генерирования изменчивости [1].

Об интенсивности рекомбинагенеза можно судить по количеству видимых в первой профазе мейоза перекрестов гомологичных хромосом – хиазм, свидетельствующих о месте прохождения кроссинговера [2–3]. Естественно ожидать, что рекомбинационная изменчивость тем выше, чем больше количество хиазм и чем случайнее место их локализации в бивалентах того или иного вида.

Известно, что частота рекомбинации является одним из наиболее вариабельных биологических признаков и зависит от ряда экзогенных и эндогенных факторов: пола, возраста, ploидности организмов, температуры, УФ-лучей и др., что позволяет использовать их в качестве индукторов данного процесса [4, 5].

The article studies meiotic chromosomal pairing of interspecific wheat hybrids *Triticum durum* Desf. x *Triticum timopheevii* Zhuk. under different temperatures of vegetation. The temperature influence on the recombination process is determined by a genotype and depends on plant resistance to the considered factor. It was stated, that timopheevii samples can change recombination frequency of wheat hybrids more intensive as compared to that of *T. durum*.

Key words: durum wheat, timopheevii wheat, genotypical diversity, interspecific hybrids, variation, temperature factor, chromosomal pairing, recombination process, chiasma frequency, bivalents, univalents.

Индуктирование частоты обменов у растений связано прежде всего с необходимостью вовлечения в селекцию генетического потенциала диких и полукультурных видов. Нарушения мейотической конъюгации хромосом у гибридов отдаленных скрещиваний вследствие отсутствия гомологии геномов родителей приводит к формированию несбалансированных гамет и полной или частичной стерильности. Вместе с тем эти виды обладают целым рядом ценных свойств и признаков, практически не использованных в селекции. Так, *Triticum timopheevii* является уникальной тетраплоидной пшеницей, характеризующейся комплексным иммунитетом к ряду вредоносных грибных заболеваний. Однако ее использование в селекции возделываемых культур, в частности твердой пшеницы, ограничено обособленностью геномов и представляет определенные трудности [6]. В связи с этим индуктирование процесса интрогрессии генетического материала пшеницы Тимофеева в современные сорта, несомненно, представляет большой интерес и является весьма актуальным.

Целью нашей работы стала оценка возможности управления рекомбинационным процессом у межвидовых гибридов первого поколения *Triticum durum* x *Triticum timopheevii* путем использования генотипического разнообразия родительских форм и воздействия температурного фактора.

Было изучено 9 гибридов первого поколения, полученных с участием трех сортов твердой пшеницы различного эколого-географического происхождения: Алтайка (Алтайский край), Ангара (Красноярский край), образец I 310100 (США) и трех форм пшеницы Тимофеева из коллекции ВИР: к-47793 (Т.т.47793), к-18105 (Т.т.18105) и к-38555 (Т.т.38555). Эксперимент проводили с использованием камер искусственного климата КВ-1 при разных температурных режимах. Высевалось по 100 зерен на образец. За пять дней до начала мейоза в камерах устанавливались разные температурные режимы (I, II, III). Режим I (контрольный) разработан в АНИИСХозе как оптимальный для выращивания зерновых культур с целью обеспечения их максимальной зерновой продуктивности (+21 °С в дневное время суток). В режимах II и III дневные температуры повышались на 5 и 10° соответственно. Действие высокой температуры сохранялось 9 ч. Температура в темновой период суток равнялась +15 °С. Длина дня во всех вариантах составляла 17 ч. Колосья фиксировали по Ньюкомеру. Отбор материала осуществляли в утренние часы (9–10 часов по летнему времени). Цитологический анализ проводили на материнских клетках пыльцы (МКП) при помощи микроскопа МБИ-6 на временных давленных препаратах, окрашенных ацетокармином. Изучали стадии поздней профазы – ранней метафазы мейоза: устанавливали тип и число различных ассоциаций хромосом: бивалентов, т.е. парных ассоциаций (открытых и закрытых), унивалентов – хромосом, не вступивших в конъюгацию и мультивалентов (три- и тетравалентов). Проанализировано около 100 клеток.

Изучение характера конъюгации хромосом в МКП гибридов позволяет определить степень генетического родства скрещиваемых форм. Анализ частоты и распределения хиазм может быть использован для оценки потенциальной возможности определенных гибридных комбинаций передавать признаки от дикорастущих и полукультурных видов к культурному сорту. Чем выше уровень конъюгации хромосом у гибридов, тем больше вероятность получить фертильное потомство с хозяйственно ценными признаками.

T. durum и *T. timopheevii* относятся к 28 хромосомным пшеницам, но имеют разный геномный состав: *T. durum* – A^aA^aBB, а *T. timopheevii* – A^bA^bGG, обусловленный их происхождением. Согласно современным представлениям, виды пшеницы секций *Dicoccoides* (*T. durum*) и *Timopheevii* (*T. timopheevii*) возникли в исторически различное время в географически разобщенных регионах от разных материнских и отцовских форм. Донором первого генома твердой пшеницы считают предка современного *T. urartu* Thum. Ex Gandil. (A^a), а донором генома В – предка современного эгилопса *Ae. longissima*. У пшеницы Тимофеева донором первого генома (A^b) была дико-

растущая однозернянка *T. boeoticum* Boiss., а донором генома G – *Ae. speltooides*.

Максимально возможное число пар конъюгирующих хромосом у гибридов *T. durum* x *T. timopheevii* – 14. Однако в силу лишь частичной гомологии хромосомных наборов следует ожидать асинаптические и десинаптические явления. В связи с этим проблема эндогенной индукции рекомбинационных процессов у таких гибридов весьма актуальна.

В таблице 1 представлена частота хиазм у 9 гибридов первого поколения, выращенных в различных температурных режимах. Гибриды твердой пшеницы с Т.т. 38555 обнаружили одинаковое число хиазм на клетку в температурных режимах I и II (от 16,72 до 17,14), демонстрируя также сходный тип хромосомных ассоциаций. Число бивалентов в среднем составило от 10,51 до 10,95 штук на клетку, среди них открытых – от 3,97 до 4,92 (табл. 2). Количество унивалентов колебалось в районе 4–5 штук на клетку (табл. 3). При 31 °С наблюдали снижение плотности конъюгаций до 13–14 хиазм. При этом снизилось число бивалентов и значительно возросло число одиночных хромосом до 7,79–8,41 в среднем на клетку, хотя частота открытых бивалентов не изменилась. Следовательно, повышение температуры до 31 °С во время микрогаметогенеза спровоцировало в клетках асинаптические процессы, что может в дальнейшем снизить функциональные способности пыльцы.

Комбинации скрещивания с участием Т.т. 47793 характеризовались более высокой частотой конъюгации при температуре 26 °С и снижали данный показатель при более низкой (21 °С) и более высокой (31 °С) температуре. Повышение температуры сопровождалось асинапсисом хромосом, что привело к возрастанию частоты унивалентов до 8,62 на клетку (табл. 3). Более прохладный режим (21 °С) вызывал десинаптические явления: увеличилось число открытых бивалентов (5,08–5,91) (табл. 2). Следовательно, умеренное повышение температуры для этой группы гибридов вызывает индукцию рекомбинационных процессов и повышает вероятность передачи ценных признаков пшеницы Тимофеева в сорта твердой пшеницы.

Гибридные комбинации, где родительской формой являлась Т.т. 18105, постепенно снижали уровень рекомбинаций от режима I к режиму III. Наиболее выраженный асинапсис наблюдали при температуре 31 °С: число одиночных хромосом достигло 9 и более.

Таким образом, для всех гибридов максимальное повышение температуры – до 31 °С (режим III) во время прохождения мейоза являлось критическим и привело к уменьшению пар конъюгирующих хромосом, а следовательно, и к снижению уровня рекомбинационных процессов. Большое количество унивалентов повышает частоту формирования анеуплоидных гамет,

так как одиночные хромосомы, как правило, либо случайно распределяются к полюсам клетки. Это приводит к дополнительной стерильности пыльцы.

Таблица 1

Частота хиазм в мейозе у межвидовых гибридов F1 *Triticum durum* x *Triticum timopheevii*, среднее число на клетку

Гибриды \ Режим	I (+21°C)	II (+26°C)	III (+31°C)
Алтайка x T.t.38555	16,98+0,13	16,72+0,12	13,72+0,15
J 310100 x T.t.38555	17,01+0,11	17,14+0,16	13,88+0,15
Ангара x T.t.38555	16,85+0,14	16,75+0,13	14,06+0,16
Алтайка x T.t.47793	15,54+0,15	16,21+0,09	14,21+0,17
J 310100 x T.t.47793	13,98+0,12	14,19+0,11	13,68+0,17
Ангара x T.t.47793	15,64+0,14	16,72+0,10	13,18+0,13
Алтайка x T.t.18105	15,36+0,13	13,71+0,14	12,33+0,13
J 310100 x T.t.18105	16,21+0,15	14,01+0,08	13,98+0,09
Ангара x T.t.18105	17,23+0,18	13,91+0,13	12,14+0,14

$HCP_{режимы} = 0,7$; $HCP_{генотипы} = 0,4$.

Таблица 2

Конъюгация хромосом в мейозе у межвидовых гибридов F1 *Triticum durum* x *Triticum timopheevii*, среднее число на клетку

Гибрид \ Режим	I (+21°C)		II (+26°C)		III (+31°C)	
	Биваленты	Открытые биваленты	Биваленты	Открытые биваленты	Биваленты	Открытые биваленты
Алтайка x T.t.38555	10,95+0,08	4,92+0,01	10,59+0,11	4,46+0,02	9,29+0,09	4,43+0,01
J 310100 x T.t.38555	10,51+0,06	4,01+0,03	10,62+0,09	3,97+0,01	9,31+0,08	4,74+0,01
Ангара x T.t.38555	10,66+0,08	4,45+0,01	10,56+0,09	4,37+0,02	9,10+0,07	4,14+0,02
Алтайка x T.t.47793	9,81+0,04	5,08+0,02	10,42+0,08	4,63+0,01	9,65+0,10	5,09+0,20
J 310100 x T.t.47793	9,11+0,07	5,91+0,03	9,32+0,06	4,45+0,01	8,96+0,12	4,92+0,01
Ангара x T.t.47793	9,92+0,09	5,20+0,05	10,9+0,07	3,46+0,03	8,12+0,11	3,06+0,02
Алтайка x T.t.18105	10,02+0,11	4,65+0,01	9,35+0,04	6,85+0,03	8,44+0,04	4,55+0,01
J 310100 x T.t.18105	10,62+0,09	5,03+0,03	10,01+0,06	6,01+0,04	8,51+0,06	3,04+0,02
Ангара x T.t.18105	10,85+0,08	4,47+0,05	9,27+0,04	4,63+0,02	8,13+0,09	4,12+0,02

$HCP_{режимы} = 0,6$; $HCP_{генотипы} = 0,3$.

Таблица 3

Число унивалентов в мейозе у межвидовых гибридов F1 *Triticum durum* x *Triticum timopheevii*, среднее число на клетку

Гибрид \ Режим	I (+21°C)	II (+26°C)	III (+31°C)
Алтайка x T.t.38555	5,23+0,04	5,17+0,08	8,13+0,06
J 310100 x T.t.38555	4,85+0,05	4,90+0,06	8,41+0,05
Ангара x T.t.38555	5,20+0,04	5,14+0,05	7,79+0,08
Алтайка x T.t.47793	6,81+0,06	5,83+0,03	7,55+0,06
J 310100 x T.t.47793	7,72+0,02	7,82+0,04	8,45+0,04
Ангара x T.t.47793	5,05+0,04	4,31+0,01	8,62+0,07
Алтайка x T.t.18105	6,27+0,09	7,88+0,02	9,36+0,10
J 310100 x T.t.18105	5,38+0,01	7,14+0,02	8,14+0,09
Ангара x T.t.18105	5,18+0,07	8,07+0,05	9,18+0,12

$HCP_{режимы} = 0,7$; $HCP_{генотипы} = 0,3$.

Режимы I и II действовали по-разному на изученные гибриды. Их реакция определялась главным образом использованием в качестве родительских форм образцов пшеницы Тимофеева. Участие T.t. 38555 обеспечивало максимальную частоту обменов участками хромосом при температуре 21 °С и 26 °С, T.t. 47793 – при 26 °С, а T.t. 18105 – при 21 °С. Аналогичные результаты были получены ранее и для исходных форм *T. durum* и *T. timopheevii* [7].

Варьирование бивалентов между клетками отдельных гибридов составило от 5 до 14. При этом 6 пар хромосом вступали в регулярный синапсис, т.е. наблюдались в подавляющем большинстве клеток. Это свидетельствует о гомологии данной группы хромосом изученных видов. Остальные хромосомы являются в большей или меньшей степени гомеологичными. Кроме того, практически во всех гибридных комбинациях встречаются мультивалентные ассоциации хромосом: три- и тетраваленты. Их наличие указывает на существование структурных различий

хромосом родительских форм. Формирование, хотя и редко, в клетках 14 бивалентов свидетельствует о принципиальной возможности рекомбинации по всем хромосомам *T. durum* и *T. timopheevii*. Это позволяет надеяться на успешную передачу возделываемым сортам уникальных свойств пшеницы Тимофеева и повышении тем самым генетического разнообразия твердой пшеницы.

Таким образом, температурный фактор может быть использован в качестве индуктора мейотических рекомбинаций у межвидовых гибридов *T. durum* x *T. timopheevii*. Влияние температуры на рекомбинагенез определяется генотипом. Повышение температуры до 31 °С является критическим и приводит к значительному снижению частоты кроссинговера за счет десинаптических (открытые биваленты) и асинаптических (униваленты) событий. Пшеница Тимофеева оказывает большее влияние на частоту рекомбинаций у изученных тетраплоидных гибридов.

Библиографический список

1. Жученко А.А., Король А.Б. Рекомбинация в эволюции и селекции. – М., 1985.
2. Кушев В. В. Механизмы генетической рекомбинации. – Л., 1971.
3. Бородин П.М., Башева Е.А., Белоногова Н.М., Торгашева А.А. Рекомбинация и эволюция // Вестник ВОГиС. – 2008. – Т. 12. – №2.
4. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений и проблемы агросферы (теория и практика). – М., 2004.
5. Гавриленко Т.А. Влияние температуры на рекомбинагенез у томатов // Цитология и генетика. – 1984. – Т. 18. – №5.
6. Хлебова Л.П. Результативность возвратного скрещивания межвидовых гибридов пшеницы *Triticum durum* Desf. x *Triticum timopheevii* Zhuk // Известия Алтайского университета. – 2010. – №3/1.
7. Хлебова Л.П. Влияние температуры на частоту рекомбинаций у тетраплоидных пшениц // Известия Алтайского университета. – 2010. – №3/2.