

## ТЕТРАПЛОИДНАЯ РОЖЬ: ДИНАМИКА ПСЕВДОСОВМЕСТИМОСТИ

И.С. Попова, В.К. Шумный

Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: kinjiru@ngs.ru

В Новосибирске и Усть-Каменогорске (Восточно-Казахстанская область) в многолетних экспериментах (1971–2007 гг.) исследовали проявление псевдосовместимости (ПСС) у различных форм и сортов тетраплоидной озимой ржи. Установлена четкая географическая изменчивость признака. В Новосибирске ПСС в среднем составила 4,9 %. В Усть-Каменогорске показатель оказался существенно выше – 11,6 %, и была обнаружена определенная ритмичность в изменении его среднегодовых значений. Это позволяет планировать объемы самоопыления и предсказывать результаты не только в Усть-Каменогорске.

Перекрестное опыление посевной ржи обеспечивается протерандрией, взрывным и порционным цветением колоса, одновременным цветением колосьев одного растения и растений популяции, генетической системой самонесовместимости (СН). Особое внимание, уделяемое СН, обусловлено общебиологической значимостью этого явления и хозяйственной ценностью злака.

Ставшая классической, модель генетического контроля самонесовместимости у ржи была предложена А. Лундквистом (Lundqvist, 1957). Гаметофитная СН контролируется двумя главными множественными аллелями локусов S и Z. Локусы расположены в разных хромосомах (1R и 2R), наследуются независимо и взаимодействуют комплементарно. Предполагают, что в хромосоме 5R присутствует еще один главный локус самонесовместимости, обозначенный как локус S5 (или T) (Егорова, Войлоков, 1998).

Самонесовместимость подвержена мутационной и модификационной изменчивости. Разработана программа использования мутационной изменчивости – автофертильных форм диплоидной озимой ржи – в генетико-селекционных исследованиях (Смирнов, Соснихина, 1984). Модификационная изменчивость самонесовместимости – (псевдосовместимость – ПСС) позволяет получать семена без радикального изменения генетических основ системы размножения вида (Малецкий, 1983; Суриков, 1991). Само изуче-

ние СН было бы невозможно без модификационной изменчивости признака. Показано, что экспериментальное удвоение числа хромосом не разрушает гаметофитную самонесовместимость посевной ржи, но по сравнению с диплоидной тетраплоидная рожь характеризуется более высоким уровнем ПСС (Lundqvist, 1957; Кедров-Зихман, Макаревич, 1971; Федоров и др., 1971; Молчан, 1973; Тороп и др., 1983).

Результаты самоопыления озимой и яровой ржи в градиенте вертикальной зональности позволили высказать предположение о том, что модифицирующим эффектом обладает повышенная температура воздуха в период колошения и цветения ржи (Шумный, Пшеницын, 1971). Позже этот феномен подтвердился в экспериментах по принудительному самоопылению посевной ржи в вегетационных камерах с регулируемым параметрами температуры, влажности воздуха и освещенности (Wricke, 1978; Grau, 1985). Были выявлены географические районы, природно-климатические условия которых стимулировали ПСС у посевной ржи (Шумный, Пшеницын, 1971; Попова, 2002).

Целью нашей работы было изучить динамику ПСС в окрестностях Усть-Каменогорска (Восточно-Казахстанская область) и в Новосибирске для выяснения особенностей проявления признака у тетраплоидной ржи на периферии ареала и возможности включения инбридинга в селекционно-семеноводческий процесс.

## Материал и методы

Принудительное самоопыление выполнено в Новосибирске и в окрестностях Усть-Каменогорска (Опытное поле, Восточно-Казахстанская область) на Опорном пункте Института цитологии и генетики СО РАН.

Объектом исследования были популяции тетраплоидных аналогов сортов озимой ржи Омка, Долинская, Удинская, Вятка, Волжанка, Саратовская 4, Комбайниня и сортов Тетракороткая и Защита, которые были созданы совместно Сибирским институтом растениеводства и селекции СО РАСХН и Институтом цитологии и генетики СО РАН. Кроме того, в эксперимент были вовлечены сорта Белта, Ленинградская тетра и линии неглубокого инбридинга указанных тетраплоидных форм и сортов.

Посевы широкорядные, ручные. При изоляции одиночных колосьев использовали изоляторы из пергамента, которые прикреплялись провололочкой к шпалерам. Колосья изолировались по мере выхода из обертки флагового листа. После окончания цветения всех посевов ржи изоляторы снимали и каждый изолированный колос отмечали этикеткой. Поврежденные изоляторы вместе с колосьями удаляли. Бязевые изоляторы использовали тогда, когда изолировали все или большую часть колосьев растения. Опоры для матерчатых изоляторов были сделаны по образцу из Украинского НИИ растениеводства, селекции и генетики им. В.Я. Юрьева (от В.И. Худоерко). Рядом с растением втыкали стержень из проволоки-катанки, на который надевали специально изготовленное кольцо. Растение вместе с кольцом помещали в матерчатый изолятор, который сверху над кольцом, а снизу вместе со стеблями и стержнем стягивали шпагатом. По мере необходимости кольцо вместе с изолятором могло свободно передвигаться по стержню.

Псевдосовместимость растения измеряли отношением числа зерновок к числу изолированных цветков, а колоса – числом зерновок или долей озерненных цветков. Поскольку исследователи этого признака признают вероятность ошибок при постановке изоляторов, существенно то, что в течение описанного календарного срока работа выполнялась одними и теми же сотрудниками института.

## Результаты и обсуждение

Результаты самоопыления тетраплоидных форм озимой ржи суммированы в табл. 1. Они не противоречат данным литературы – тетраплоидная рожь оказалась самонесовместимой. Однако по среднему значению псевдосовместимости и динамике ее проявления были выявлены различия между Новосибирском и Усть-Каменогорском. В Новосибирске в целом самоопылили 703048 цветков, размах изменчивости по годам составил 2,3–11,0 % при среднем значении ПСС 4,9 %. В Усть-Каменогорске, расположенном на 650 км южнее Новосибирска, показатели были соответственно 5895440 цветков, 3,9–26,2 % и ПСС 11,6 %. В Усть-Каменогорске средний уровень ПСС и размах изменчивости ПСС по годам оказались гораздо выше и шире сообщаемых в литературе (Lundqvist, 1957; Федоров и др., 1971; Молчан, 1973; Тороп и др., 1983). Таким образом, проявилась четкая географическая изменчивость признака.

Можно было бы думать, что причиной изменчивости ПСС во времени явился неодинаковый по годам набор образцов тетраплоидной ржи. Это замечание не лишено оснований. Однако подтверждением тому, что динамика ПСС зависела от флуктуации условий внешней среды, служат, во-первых, достаточно большой объем экспериментального материала и, во-вторых, изменчивость ПСС у районированного в Восточном Казахстане сорта тетраплоидной озимой ржи Защита (табл. 1).

В Усть-Каменогорске высокие средние значения ПСС («пики» ПСС) появлялись с периодичностью в 3–5 лет. Интервалы между «пиками» характеризовались более низкими и примерно равными в пределах конкретного интервала значениями средних показателей (табл. 1). Для объяснения причины появления «пиков» ПСС мы обратились к циклам солнечной активности, таким, как они определяются числами Вольфа. Три высоких средних значения ПСС (26,2; 16,5 и 19,0 %) пришлось на период низкой солнечной активности. Низкую солнечную активность связывают с более высокими среднегодовыми температурами, и если это так, понятен эффект повышения ПСС. Однако два «пика» ПСС (15,7 и 17,4 %) пришлось на период высокой солнеч-

ной активности, и объяснить эти данные пока не представляется возможным. Известно, что солнечная активность через барическое поле Земли и общую циркуляцию атмосферы оказывает влияние на погоду и климат. В одних районах четче выражен 10–12- или 5–6-летний цикл солнечной активности, в других районах эти циклы вообще проявляются слабо. Объяснение этим явлениям находят среди многих причин (Курдин, 1972). В качестве рабочей гипотезы допустимо, что в Усть-Каменогорске солнечная деятельность опосредованно, через погоду, стимулирует проявление ПСС и определенную ритмичность ее среднегодовых значений. В то же время в Новосибирске четкая периодичность в проявлении ПСС практически отсутствовала и лишь в 2004 и 2007 гг. был выявлен достаточно высокий уровень ПСС, соответствующий низкой солнечной активности.

Календарный срок в 29 лет несравненно длиннее тех временных периодов, которые описаны в литературе по тетраплоидной ржи, но, возможно, все еще недостаточен для убедительной аргументации влияния солнечной активности на псевдосовместимость. С практической точки зрения существенно то, что ритмичность проявления признака позволяет предсказать результаты и тем самым делает возможным планирование объемов самоопыления. Сравнительный анализ трендов погоды и ПСС приближает к пониманию особенностей проявления модификационной изменчивости СН в конкретном географическом пункте и ему аналогичных, вполне благоприятных и экономически выгодных для получения и поддержания в полевых условиях самоопыленных потомств тетраплоидной озимой ржи.

Несколько неожиданными явились результаты самоопыления диплоидной ржи, использованной нами как контроль. Относительно низкий уровень ПСС наблюдали не только у сортов Волжанка и Саратовская 4, районированных каждый в свое время в Восточно-Казахстанской области, но и у сортов из других географических районов: Сибири (Долинская, Омка, Вятка); Башкирии (Чулпан); Подмосковья (Крона) и Прибалтики (Комбайниния) (табл. 2). Полученные нами данные вполне сопоставимы с данными литературы (Антропов, 1930; Краснокук, 1936; Lundqvist, 1957; Федоров и др., 1971; Молчан, 1973).

В Восточном Казахстане возделывались сорта озимой ржи, созданные в НИИСХ Юго-Востока (г. Саратов). В связи с этим особый интерес представили результаты А. Краснокука (1936), который выполнил самоопыление двух сортов диплоидной озимой ржи – Елисеевская и Гибридная. Происхождение Елисеевской ржи точно не установлено, но она представляла собой весьма сложную популяцию и явилась прародительницей таких сортов, как Саратовская 1, Волжанка, а затем и Саратовская крупнозерная (Бамбышев, Валеев, 2001) Самоопыление выполнялось в течение 8 последовательных лет, различавшихся по условиям колошения и цветения ржи. У обоих сортов ржи низкий уровень ПСС (3,6 и 2,7 %) наблюдался при цветении в дождливую и прохладную погоду. Как оказалось, сорта неодинаково реагировали на условия внешней среды. У Елисеевской самый высокий уровень ПСС, составивший соответственно 18,9 и 17,4 %, был отмечен в засушливые 1927 и 1929 гг.; у Гибридной наивысшие значения ПСС – 12,6 и 12,7 % – наблюдались в годы с нормальными или почти нормальными условиями колошения и цветения.

Можно провести некоторую аналогию между результатами, полученными некогда в Саратове по диплоидной озимой ржи, и данными по самоопылению тетраплоидной озимой ржи в Усть-Каменогорске. По данным А. Лунквиста (Lundqvist, 1957), система размножения тетраплоидной ржи характеризуется меньшей устойчивостью к факторам окружающей среды. Очевидно, окрестности Усть-Каменогорска, не оказывая существенного влияния на диплоидную рожь, являются своеобразным провокационным фоном для проявления модификационной изменчивости СН у тетраплоидной ржи. И все же в двух случаях – в 1977 и 1996 гг. – одновременно с «пиками» ПСС у тетраплоидной ржи в сортопопуляциях Волжанка и Вятка был выявлен сравнительно высокий уровень ПСС (табл. 2).

Анализируя уровень ПСС у яровой диплоидной ржи, мы в целом получили невысокие значения признака, но существенно более высокий уровень псевдосовместимости в Усть-Каменогорске по сравнению с Новосибирском (Попова, 2002).

Таким образом, окрестности г. Усть-Каменогорска оказались вполне благоприятными для получения и поддержания самоопыленных по-

Таблица 1

## Тетраплоидная рожь. Динамика псевдосовместимости (ПСС)

Год	Числа Вольфа	Усть-Каменогорск				Новосибирск	
		изолировали колосьев, шт.		ПСС, %		изолировали колосьев, шт.	ПСС, %
		всего	в сорте Защита	годовая	в сорте Защита		
1971	66,6	1358		7,6			
1972	68,9	2367		3,9			
1973	38,0	2597		10,8			
1974	34,5	5955		12,2		2741	2,3
1975	15,5	4452		12,8		2423	6,9
1976	12,6	8856		13,8		536	3,4
1977	27,5	4157		26,2		2992	6,1
1978	92,5	5182		13,6			
1979	155,4	2374		11,3		519	6,5
1980	154,6	5382		6,5			
1981	140,4	4396		15,7			
1982	115,9	2035	52	7,8	5,1	816	2,4
1983	66,6	1859	142	6,6	8,2		
1984	45,9	3295	424	6,8	6,8	332	4,4
1985	17,9	2286	384	16,5	14,2	502	4,0
1986	13,4	4992	1447	14,2	11,2		
1987	29,4	2911	229	11,0	10,7		
1988	100,2	3117	1846	11,7	12,3		
1989	157,6	2459	1661	10,9	8,7		
1990	142,6	461	155	17,4	18,3		
1991	145,7	5409	1398	8,2	6,3		
1992	94,3	4279	1525	8,0	7,3		
1993	54,6	4421	1831	7,6	7,1		
1994	29,9	1519	1059	9,0	7,4		
1995	17,5	3002	1602	12,6	12,2		
1996	8,6	1055	133	19,0	18,8		
1997	21,5	1371	899	9,9	10,6		
1998	64,3	1001	408	12,0	11,7	158	5,0
1999	93,3	818	818	13,8	13,8	306	6,1
2000	119,6					105	6,8
2001	110,9					322	3,3
2002	104,1					310	3,2
2003	63,6					117	8,2
2004	40,4					75	11,0
2005	29,8					325	7,0
2006	15,2					160	9,1
2007	7,5					174	10,2

томств тетраплоидной ржи в полевых условиях. Относительная близость этого географического пункта к Новосибирску создавала предпосылки для кооперации исследований, связанных с изучением самонесовместимости у тетрапло-

идной ржи на периферии ареала, перспективу гетерозисной селекции и использования инбридинга для сохранения (поддержания) некоторых признаков, например, короткостебельности у районированного тетраплоидного сорта.

Таблица 2

Псевдосовместимость (ПСС) сортопопуляций диплоидной ржи в Усть-Каменогорске  
(Восточно-Казахстанская область)

Год	Сорт	Изолировали колосьев, шт.	ПСС, %	Среднее число цветков в колосе	Год	Сорт	Изолировали колосьев, шт.	ПСС %	Среднее число цветков в колосе
1971	Долинская	99	2,6	60,5	1983	Саратовская 4	78	2,4	53,9
	Волжанка	131	3,0	64,8		Комбайниния	20	0,9	64,8
1972	Волжанка	209	2,9	68,0	1984	Саратовская 4	276	4,5	56,1
1973	Волжанка	239	3,8	61,6		Комбайниния	18	3,9	60,7
1974	Волжанка	41	3,6	60,8		Чулпан	17	1,5	60,9
1975	Волжанка	1021	1,3	61,0	1985	Саратовская 4	39	3,5	58,1
1976	Волжанка	49	2,0	60,1		Омка	13	4,5	68,6
1977	Волжанка	327	10,1	65,9		Волжанка	37	2,6	61,3
1980	Омка	134	2,1	61,5	1987	Саратовская 4	50	1,2	55,0
1981	К-10028	59	0,1	77,2		Крона	90	4,4	65,8
	Тулунская зеленозерная	82	2,1	81,0	1993	Вятка	218	3,0	65,2
1982	Саратовская-4	58	3,9	54,6		Отелло	59	7,0	59,8
	Долинская	33	2,9	70,7	1996	Вятка	123	16,0	58,2
	Комбайниния	49	2,6	58,5	1998	Вятка	84	2,3	64,0

Однако результаты самоопыления тетраплоидной ржи на периферии ареала интересны в аспекте проблемы возникновения и географического распространения в природе тетраплоидных видов растений. Обстоятельный обзор пионерских работ находим в обзоре Дж. Стеббинса (1956) и в монографии Л. Бреславец (1963). Оба автора цитируют данные А. Соколовской и О. Стрелковой по изучению флоры высокогорий Памира, юго-восточных хребтов Алтая, альпийского и субальпийского поясов Главного Кавказского хребта и других районов страны. На Памире из 150, а на Алтае из 200 кариологически изученных полиплоидными оказалось соответственно 85 и 65 % видов растений. В семействе злаковых на Памире было 90, на Алтае – 82 и на Кавказе 50 % полиплоидных видов. П. Жуковский (1964, С. 147) отмечал, что «гигантская рожь с очень крупными пыльниками, очень крупной пылью и зерном обнаружена на Памире (по-видимому, естественный аутотетраплоид)». Предположение автора не подтверждено, но и не опровергнуто. По данным литературы, в Средней Азии возможно формирование интереснейших морфотипов

растений. В предгорьях Восточно-Казахстанской и Джамбульской областей и в степной зоне Семипалатинской области были выявлены, а затем усилены отбором такие формы посевной ржи, как: многоцветковые (вплоть до ежовок); ветвистоколосые (порою по всей длине колоса); стеблеветвистые (с моноподиально-симподиальным типом ветвления); длинноколосые (с длиной колоса до 32 см) (Бейсенбиев, 1957). Если местные условия стимулируют формообразовательный процесс, то можно допустить и спонтанное удвоение числа хромосом. Тем более что экспериментально выявлено как спонтанное возникновение тетраплоидов в сортопопуляции диплоидной ржи Тацинская голубая (Машталер, Скорик, 1982), так и спонтанное самоопыление растений в полевых посевах диплоидной озимой ржи (Палилов, 1976; Деревянко, Здрилько, 1982; Vaquero *et al.*, 1989).

Реакцию тетраплоидной ржи на принудительное самоопыление, выявленную в Восточном Казахстане, можно рассматривать как имитацию процессов, которые могли бы иметь место в природе и не обязательно у посевной ржи. Стерильность «валентных скрещиваний»

( $4n \times 2n$ ), меньшая устойчивость системы размножения к влиянию факторов окружающей среды и периодичность в проявлении «пиков» ПСС, т. е. относительно высокого уровня модификационной изменчивости самонесовместимости, объясняют, каким образом случайно возникшие в дикой природе тетраплоидные растения злаковых могли бы выжить, закрепиться и колонизировать пространство, причем без существенного изменения системы размножения. По утверждению Дж. Стеббинса (1956, С. 31), «во многих случаях самонесовместимость сохраняется на полиплоидном уровне, по крайней мере у цветковых растений».

### Литература

- Антропов В.И. Inzucht у географических форм ржи // Тр. Всесоюз. съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству. Т. 4. Л., 1930. С. 19–26.
- Бамбышев У.С., Валеев А.З. Селекция и семеноводство озимой ржи в НИИСХ Юго-Востока. Саратов: НИИСХ Юго-Востока, 2001. 72 с.
- Бейсенбиев Е. Некоторые закономерности процесса формообразования ржи и пшеницы по вертикальной зональности Заилийского Ала-Тау // Тр. Джамбульской государственной с.-х. опытной станции. 1957. С. 157–210.
- Бреславец Л.П. Полиплоидия в природе и опыте. М.: АН СССР, 1963. 363 с.
- Дервянко В.П., Здрилько А.Ф. Наследование признака самофертильности у озимой диплоидной ржи // Генетика. 1982. Т. 18. № 12. С. 1987–1994.
- Егорова И.А., Войлоков А.В. Характеристика инбредных линий ржи по мутациям автофертильности в основных локусах несовместимости // Генетика. 1998. Т. 34. № 11. С. 1493–1499.
- Жуковский П.М. Культурные растения и их сородичи. Л.: Колос, 1964. 790 с.
- Кедров-Зихман О.О., Макаревич А.П. Жизнеспособность самоопыленных линий полиплоидных форм озимой ржи // Генетика и селекция: Матер. первой межреспубл. конф. по проблемам генетики и селекции. Вильнюс, 1971. С. 186–188.
- Краснюк А.А. Узкородственное разведение у ржи. М.: ТСХА, 1936. 52 с.
- Курдин Р.Д. О солнечно-гидрометеорологических связях и прогнозах колебания климата и водных ресурсов // Тр. Казгидромета. М.: Гидрометеоздат, 1972. Вып. 44. С. 169–203.
- Малецкий С.И. Получение, размножение и гибридизация инбредных линий сахарной свеклы (популяционно-генетические модели) // Усп. соврем. генетики. М.: Наука, 1983. Вып. 11. С. 196–240.
- Машталер С.Г., Скорик В.В. Возникновение спонтанных тетраплоидов на примере вида *Secale cereale* L. // Экспериментальная генетика растений. Киев, 1982. С. 3–10.
- Молчан И.М. Способы создания генетической гетерогенности и некоторые вопросы гетерозисной селекции у перекрестноопыляющихся и самоопыляющихся растений. Сообщение II. Влияние полиплоидии на несовместимость при инбридинге у ржи и гречихи // Генетика. 1973. Т. 9. № 6. С. 11–18.
- Палилов А.И. Многократный гетерозис. Минск: Наука и техника, 1976. 160 с.
- Попова И.С. Феноменология самонесовместимости у яровой ржи // Повышение эффективности селекции и семеноводства сельскохозяйственных растений: Докл. и сообщения VII генет.-селект. школы. 11–16 ноября 2001 г. Новосибирск: СО РАСХН, 2002. С. 344–349.
- Смирнов В.Г., Соснихина С.П. Генетика ржи. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. 263 с.
- Стеббинс Дж.Л. Географическое распределение полиплоидов и значение полиплоидии // Полиплоидия. М.: Иностран. лит-ра, 1956. С. 56–94.
- Суриков И.М. Несовместимость и эмбриональная стерильность растений. М.: Агропромиздат, 1991. 220 с.
- Тороп А.А., Дедаев В.Г., Титаренко А.В., Юрин А.И. Использование форм, несущих ген *H1*, в селекции тетраплоидной ржи // Вестн. с.-х. науки. 1983. № 4. С. 54–59.
- Федоров В.С., Смирнов В.Г., Соснихина С.П. Автофертильность у диплоидной и тетраплоидной ржи // Цитология и генетика. 1971. Т. 5. № 1. С. 3–9.
- Шумный В.К., Пшеницын Л.А. Влияние факторов внешней среды на уровень псевдосовместимости у ржи // Генетика. 1971. Т. 7. № 6. С. 25–29.
- Grau I. Züchterische Konsequenzen einer einfachen Methode zur Auslösung von pseudoselbstkompatibilität bei Winterroggen // Tagungsber. Acad. Landwirtschaftswiss. DDR. 1985. № 237. S. 69–72.
- Lundqvist A. Self-incompatibility in rye. II. Genetic control in the tetraploid // Hereditas. 1957. V. 43. P. 467–511.
- Vaquero F., Vencens F.J., Garcia P. *et al.* Mating system in rye: variability in relation to the population and plant density // Hereditas. 1989. V. 62. P. 17–26.
- Wricke G. PseudoSelbstkompatibilität beim Roggen und Ausnutzung in der Züchtung // Z. Pflanzenzücht. 1978. Bd. 81. № 2. S. 140–148.

**THE TETRAPLOID RYE: PSEUDOCOMPATIBILITY DYNAMICS****I.S. Popova, V.K. Shumny**

Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia, e-mail: kinjiru@ngs.ru

**Summary**

A tendency towards pseudocompatibility (PSC) was studied in various forms and cultivars of tetraploid winter rye. Selfing was performed in the fields at two locations, in Novosibirsk (1974–1977, 1979, 1982, 1984, 1985, 1998–2007) and in Ust-Kamenogorsk (1971–1999) (Eastern Kazakhstan). In the latter case as a whole more than 95 thousand ears and about 6 million florets were selfed. The data of PSC level over 29-year period varied from 3,9 to 26,2 %, the average level being 11,6 %. Average PSC levels around years in Ust-Kamenogorsk were 1,6–5 times as high as in Novosibirsk and greatly exceeded those available in literature. With the interval of 3–5 years significant level of PSC was exhibited: in 1977 – 26,2; 1981 – 15,7; 1985 – 16,5; 1990 – 17,4 and in 1996 – 19,0 %. The areas between the PSC level peaks had lower and relatively equal indices. The climate in Ust-Kamenogorsk area is supposed to be very favourable for creation and maintaining of tetraploid rye inbred lines. The dynamics of PSC level allows us to forecast the results and to plan the volume of selfing.