

ОТДАЛЕННЫЕ СКРЕЩИВАНИЯ КАК ИСТОЧНИК УВЕЛИЧЕНИЯ СЕЛЕКЦИОННОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЗЕРНОВЫХ

Т.К. Тараканова¹, В.А. Соколов¹, Э.А. Абдырахманова¹, С.А. Блэки²

¹ Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: sokolov@bionet.nsc.ru;

² Отделение биологии, Государственный университет Болла, Манси, IN 47306-0440, США

Дикие родственники сельскохозяйственных культур являются важным источником генетического разнообразия, и гибридизация с ними является основным источником расширения адаптивных свойств культурных форм. В этой связи дальний родственник кукурузы – гамаграсс (*Tripsacum dactyloides*) – обладает рядом ценных признаков и свойств (прежде всего апомиктическим способом размножения, засухоустойчивостью, устойчивостью к болезням и вредителям, повышенным содержанием белка и незаменимых аминокислот и др.), которые могут быть переданы кукурузе при гибридизации. В лаборатории цитологии и апомиксиса растений ИЦиГ СО РАН созданы уникальные гибриды гамаграсса с кукурузой (*Zea mays* L.), обладающие ценными признаками, полученными от дикого родителя.

Ключевые слова: кукуруза, гамаграсс, кукурузно-трипсакумный гибрид, отдаленная гибридизация, апомиксис, устойчивость, биотические и абиотические факторы.

Отдаленная гибридизация остается важнейшим методом получения селекционного материала. Гибридизация культурных растений с дикими сородичами позволяет расширить генофонд культурных растений, который был значительно сужен в ходе длительного искусственного отбора перспективных форм, адаптированных к достаточно узкому набору факторов определенной зоны.

Введение в сельскохозяйственный оборот не использовавшихся ранее земель с высоким содержанием вредных для растений факторов (токсические ионы, затопляемость и др.), изменение климата – все это потребует использования новых генетических резервов в селекции на устойчивые урожаи (Hoisington *et al.*, 1999). Практически неисчерпаемым источником полезных признаков для селекционного совершенствования кукурузы (*Zea mays* L.) является ее дальний родственник – трипсакум – *T. dactyloides* (синоним – гамаграсс).

Цитогенетические исследования гибридов кукурузы с диким сородичем показали частичное спаривание хромосом, обусловленное гомологией между их сегментами у гамаграсса и кукурузы (Galinat 1974). Используя создан-

ные Мангельсдорфом тестерные линии с рецессивными локусами на каждой хромосоме, Галинат (Galinat, 1974) представил первую межгеномную карту кукурузы и гамаграсса, демонстрирующую частичную гомеологию хромосом двух геномов. Факт спаривания и рекомбинаций хромосом кукурузы и гамаграсса позволяет предполагать ограниченную передачу его генов кукурузе.

Tripsacum – это род Нового Света, который широко представлен в Северной, Центральной и Южной Америках. Он наряду с *Zea* входит в подтрибу Tripsacinae, трибу Andropogoneae, подсемейство Panicoideae, семейство Poaceae (стар. Gramineae) (Grass Phylogeny ..., 2001).

Род включает 15 видов и по комплексу признаков соцветия разделен на две секции – *Fasciculata* и *Tripsacum*. Мексика и Гватемала являются центрами его разнообразия, где обнаружено 12 видов. Достаточно подробно это было изложено ранее (Blakey *et al.*, 2007).

Виды *Tripsacum* имеют значительную вариабельность по уровню пloidности. Немногие из них являются только диплоидами ($2n = 2x = 36$), другие имеют диапазон от диплоида до тетраплоида ($2n = 2x = 36$, $2n = 3x = 54$, $2n = 4x = 72$), а в

некоторых случаях до пентаплоида ($2n = 5x = 80$) и гексаплоида ($2n = 6x = 108$), но некоторые – строго тетраплоиды (Berthaud *et al.*, 1997). Все диплоиды воспроизводятся половым путем, тогда как полиплоиды являются факультативными апомиктами (псевдогамная диплоспория) (Grimanelli *et al.*, 2003). Между диплоидами и полиплоидами возможна гибридизация.

Единственным известным естественным гибридом между *Tripsacum* и *Zea* является широко распространенный вид *T. andersonii* J.R. Gray ($2n = 64$), который был подробно изучен с использованием молекулярных методов (Berthaud *et al.*, 1997). В качестве отцовского родителя был идентифицирован *Zea luxurians* (теосинте), привнесший гаплоидный набор ($n = 10$), в то время как триплоид *T. latifolium* ($3x = 54$) – наиболее вероятный материнский родитель, являющийся донатором триплоидного набора. Эта форма культивируется как кормовая культура.

Из всех видов рода *Tripsacum* *Tripsacum dactyloides* L. ($2n = 36$, $3n = 54$, $4n = 72$) имеет самую большую изменчивость морфологических признаков и распространен по всему известному географическому ареалу рода (Springer, Dewald, 2004). Он широко распространен в Северной Америке (США, Мексика), Центральной Америке (Белиз, Коста-Рика, Гватемала, Гондурас, Мексика, Панама), на Карибских островах (Багамы, Куба, Гаити), на севере Южной Америки (Боливия, Бразилия, Колумбия, Эквадор, французская Гвиана, Гайана, Парагвай, Суринам, Венесуэла).

Английское название «гамаграсс» включает разные виды рода, например, гамаграсс восточный (*T. dactyloides*, секция *Tripsacum*), гамаграсс гватемальский (*T. latifolium*, секция *Tripsacum*), гамаграсс мексиканский (*T. lanceolatum*, секция *Fasciculata*) (Mangelsdorf, Reeves, 1939; Grass Phylogeny ..., 2001). В пределах *T. dactyloides* выделены разновидности, цитологические и морфологические особенности которых генетически не вполне ясны (Doebley, 1983): *Tripsacum dactyloides* (L.) var. *L. dactyloides*; *Tripsacum dactyloides* (L.) var. *L. hispidum* (Hitchc.) de Wet and J.R. Harlan; *Tripsacum dactyloides* (L.) var. *L. meridionale* de Wet and Timothy; *Tripsacum dactyloides* (L.) var. *L. mexicanum* de Wet and J.R. Harlan.

T. dactyloides приспособлен к произрастанию в широком диапазоне эколого-географических условий: прериям, прибрежным переувлажненным и частично засоленным равнинам, полувлажным областям, песчаным почвам, скалистым обнажениям, берегам рек и открытым участкам лесной зоны. Наиболее распространен на влажных лугах, на берегах рек и вокруг болот (Harlan, de Wet, 1977).

В прериях Среднего Запада США гамаграсс восточный (*T. dactyloides* var. *dactyloides* L.) часто остается зеленым в течение летней засухи, в то время как другие растения гибнут от жары (Clark *et al.*, 1998). Глинистые слои (с содержанием глины 30–50%), лежащие под рыхлым верхним слоем почвы, препятствуют росту корней, ограничивают доступ влаги и питательных веществ в течение периодов засухи. Исследования, проведенные в Миссури, показали, что корни гамаграсса восточного эффективно проникали в глубокие глинистые слои почвы (до 180 см), в которых влажность была неограниченной. Микроскопическое изучение корней выявило у них наличие аэренхимы – ткани с воздухоносными каналами, которые позволяют транспортировать воздух от наземной части растения. После отмирания корни медленно разлагаются и их воздушные каналы используются растущими молодыми корнями. Наличие аэренхимы у гамаграсса восточного также позволяет ему выживать на затопляемых почвах, за что его иногда называют «аирная трава» (Polk, Adcock, 1964).

Более глубокие слои почвы (кроме 180 см) имели $pH < 5,0$ и могли содержать ядовитые концентрации алюминия. В ряде экспериментов, проводимых в теплице, гамаграсс восточный также показал устойчивость к низким pH почвы и высоким концентрациям алюминия (Foy, 1997).

Вид расселен в очень широком эколого-географическом диапазоне: приблизительно от 42° с.ш. до 24° ю.ш. и почти от 0 до 2100 м над уровнем моря. В этих пределах наблюдается большой перепад среднегодовых температур: от $12^{\circ}C$ до $24^{\circ}C$. Надземная масса растения, пораженная морозом, возобновляет рост в начале весны. Растения выдерживают температуры, близкие к $-30^{\circ}C$, но им необходимы по крайней мере 140 безморозных вегетационных дней для непрерывного возобновления.

Гамаграсс восточный был важным пастбищным кормом для диких и домашних животных (особенно бизонов) центральных равнинных штатов США в течение XIX в. (Polk, Adcock, 1964). К настоящему времени он почти исчез из прерии из-за перевыпаса и неправильного использования в производстве сена (например, частом срезании ниже 15 см), а также в результате распашки земли под сельскохозяйственные культуры. Однако сейчас гамаграсс восточный возвращается как разновидность фуража. Введен в культуру в США с 1988 г. В настоящее время создано более 10 сортов. В хороших условиях может давать 20–30 т/га сена. Легко переваривается животными. Содержание белка в фураже – 17 %, в зерне – около 30 % (Faix *et al.*, 1980; Burns *et al.*, 1992). Эта культура признана «королевой фуража», так как обладает многолетним типом развития, ценными кормовыми качествами и высокой продуктивностью. Крупный рогатый скот, пасущийся на гамаграссе восточном (норма выпаса 5 животных/га), прибавляет в весе более 1 кг/голову в день в ранний вегетационный период и 0,5–0,7 кг/голову в день в конце сезона.

Гамаграсс не поражается большинством заболеваний, характерных для кукурузы, и толерантен к ее вредителям. Кроме того, он устойчив к африканскому паразитарному сорняку (*Striga hermonthica*).

Селекционеры признают, что *Tripsacum* имеет значительный генетический потенциал для улучшения кукурузы (de Wet, 1979; Cohen, Galinat, 1984; Kindiger, Beckett, 1990). Признаки, которые могут быть переданы от

гамаграсса, включают: 1) повышенную жаро- и засухоустойчивость (Reeves, Bockholt 1964); 2) элементы апомиксиса, стабилизирующие гетерозис (Петров, 1957); 3) устойчивость к патогенам и насекомым.

Потомства гибридов кукурузы с гамаграссом являются мужскостерильными и частично женскофертильным, когда опыляются пылью кукурузы. Низкая завязываемость кукурузно-трипсакумных гибридов свидетельствует о значительном биологическом препятствии для переноса генов между этими видами. Успешная интрогрессия генетического материала *Tripsacum* в кукурузу требует многолетних селекционных программ, которые включают несколько беккроссных поколений, чтобы стабилизировать желательные гены трипсакума в генотипе кукурузы.

Одно из самых интересных исследований по интрогрессии признаков *Tripsacum* в кукурузу выполнено Дювик с соавт. (Burkhart *et al.*, 1994; Duvick *et al.*, 2006). Они создали линии кукурузы со значительно более высоким уровнем полиненасыщенных жирных кислот и со средним содержанием наиболее ценной олеиновой кислоты 42,8 %.

Кукуруза поражается более чем 400 вредителями и болезнями. Гамаграсс восточный является потенциальным источником устойчивости к ряду из них (табл.). Жуки *Diabrotica* spp. являются серьезными вредителями сельскохозяйственных растений. Личинки жуков *Diabrotica* питаются корневой системой кукурузы в течение нескольких недель. Это наиболее разрушительный этап,

Таблица

Список вредителей и болезней/болезнетворных микроорганизмов, к которым устойчив интрогрессивный материал кукурузно-гамаграссных гибридов

Вредитель или возбудитель болезни	Общее название	Источник
<i>Cochliobolus heterostrophus</i> (Drechs.) Drechs.	ложная листовая гниль	Bergquist, 1979
<i>Colletotrichum graminicola</i> (Ces.) G.W. Wils.	антракноз	Bergquist, 1979
<i>Diabrotica virgifera virgifera</i> LeConte	западный или колорадский кукурузный жук	Branson, 1971; Moellenbeck <i>et al.</i> , 1995
<i>Erwinia stewartii</i> (Smith) Dye	Вилт Стюарта	Bergquist, 1979
<i>Exserohilum turcicum</i> (Pass.) Leonard and Suggs [syn. <i>Helminthosporium turcicum</i>]	северная листовая гниль	Bergquist, 1979; Hooker, 1981
<i>Puccinia sorghi</i> Schwein.	обыкновенная ржавчина кукурузы	Bergquist, 1979, 1981

приводящий к полеганию растений. Взрослые жуки питаются наземными частями растений, включая пыльцу, рыльца и листья. Сокращение урожайности кукурузы из-за насекомых-вредителей корневой системы колеблется от 13 до 16 %, ежегодный ущерб (потери зерна, стоимость инсектицидов и обработка ими) в США оценивается в 1 млрд долларов (Metcalfе, 1986). В настоящее время в США гамаграсс исследуется как источник устойчивости к корневому вредителю (Moellenbeck *et al.*, 1995) и паразитарному сорняку Striga в Африке (Gurney *et al.*, 2003).

Гамаграсс восточный является центральной темой исследований в научно-исследовательской станции растений южных равнин США (Southern Plains Range Research Station SPRRS). Он активно изучается на предмет повышения его продуктивности и фуражных качеств, а также как источник многолетности и генетического совершенствования кукурузы.

Первый в мире проект по передаче апомиктичного способа размножения кукурузе был начат в СССР в 1958 г. Его автором был профессор Д.Ф. Петров, создавший для решения этой проблемы лабораторию цитологии и апомиксиса растений в Институте цитологии и генетики СО АН СССР (Петров, 1957). Идея же закрепления гетерозиса через апомиктическое размножение принадлежит М.С. Навашину и Г.Д. Карпеченко, с которыми Д.Ф. Петров работал перед второй мировой войной в знаменитом ВИР. Лаборатория Д.Ф. Петрова занималась созданием апомиктичной кукурузы, для чего использовали несколько подходов. Один из них оказался весьма продуктивным и позже нашел применение в США, Франции и Мексике. В этом исследовании передачу кукурузе (*Zea mays* L. – Zm) апомиктического способа репродукции осуществляли путем гибридизации с 72-хромосомным гамаграссом восточным (*T. dactyloides* L. – Td), полученным из Ташкентского ботанического сада, куда он был передан из материалов экспедиции Н.И. Вавилова. Д.Ф. Петров предполагал, что контроль бесполого размножения у гамаграсса регулируется двумя генами, один из которых контролирует апомейоз (нередукцию), другой – партеногенез. Поэтому для получения апомиктичной кукурузы ей необходимо передать от дикого сородича максимум две хромосомы, несущие эти гены.

При этом предполагали, что присутствие небольшого количества генетического материала от дикого родича не окажет влияния на фенотип и хозяйственно полезные признаки кукурузы. На основе таких допущений и была начата программа скрещиваний кукурузы с гамаграссом. В качестве родительских форм были выбраны их тетраплоидные линии ($Zm - 2n = 4x = 40$; $Td - 2n = 4x = 72$). В начале исследований было неизвестно, будет ли проявляться апомиксис у гибридов первого поколения? В ходе работы выяснилось, что признак бесполого размножения доминантен и наблюдается у получаемых гибридов F_1 ($20Zm + 36Td$). Так как созданные апомиктичные гибриды имели 36 хромосом гамаграсса и были далеки по хозяйственным признакам от кукурузы, то встала проблема редукции части генетического материала дикого родителя, не имеющей отношения к контролю признака апомиксиса. Это возможно, поскольку апомикты иногда дают половое потомство (B_{II} -гибриды), чему предшествуют: нормальное протекание мейоза; оплодотворение яйцеклетки. В этом случае у 56-хромосомных гибридов формируется зародышевый мешок, ядра которого имеют по 28 хромосом. При опылении диплоидной кукурузой они дадут потомков с 38 хромосомами ($20Zm + 18Td$). В случае закладки апомейотических зародышевых мешков гибриды могут давать половое потомство, но уже называемое B_{III} -гибридами. В этом случае нередуцированная яйцеклетка теряет способность к партеногенезу, и в результате ее оплодотворения число хромосом в зиготе увеличивается на число хромосом спермия. Используя такие подходы, мы создали серию апомиктичных гибридных линий, имеющих разное число (от 2 до 6) полных геномов кукурузы ($x = 10$) и 18 хромосом гамаграсса (Соколов и др., 1998а; Blakey *et al.*, 2007). Но они в силу большого количества генетического материала от дикого родителя уступали кукурузе в урожайности, что исключало перспективу их хозяйственного использования. Однако исходя из знаний генетики кукурузы можно было надеяться на быстрое селекционное совершенствование гибридов (Kindiger, Sokolov, 1997).

Вскоре нам удалось выявить несколько 39-хромосомных апомиктичных гибридов ($30Zm + 9Td$), которые получили так же, как и ра-

нее выделенные 38-хромосомные (20Zm + 18Td), благодаря редкому половому размножению – *V_{II}*-гибридизации (Соколов и др., 1998б). Примечательно, что все независимо полученные 39-хромосомные линии имели идентичные наборы из 9 хромосом гамаграсса. В последующих исследованиях было установлено, что эти 9 хромосом являются минимально необходимыми для поддержания апомиксиса, и потеря любой из них приводит к половому размножению. Отсюда следовало: признак апомиксиса имеет сложный генетический контроль, и для его стабильного проявления необходимы 9 определенных хромосом дикого родителя; в дальнейшем работу по созданию апомиктической кукурузы надо строить с учетом этого обстоятельства. Реальность второго вывода этих исследований, казалось, осложняла достижение цели – получение апомиктической кукурузы, так как присутствие 9 хромосом гамаграсса должно было существенно влиять на хозяйственно ценные признаки гибрида. Действительно, некоторые из них, прежде всего вес одной зерновки (~ 0,06 г), были гораздо ближе к таковому у гамаграсса (~ 0,03 г), чем у кукурузы (~ 0,22 г). Кроме того, избыточная кустистость также была нежелательна для коммерческого использования (Sokolov, Khaturova, 2000). Для успешной работы по совершенствованию апомиктических гибридов было необходимо более глубокое понимание характера наследования признака апомиксиса. Но работа по генетическому контролю этого признака осложняется отсутствием сегрегации при созревании яйцеклеток. Эту проблему можно обойти, так как у апомиктического гамаграсса, как и у растений с половым типом размножения, при формировании мужских половых продуктов мейоз осуществляется нормально, а вместе с ним и расщепление признаков. Скрестив несколько десятков растений диплоидной кукурузы с гамаграссом, мы получили 46-хромосомные гибриды (10Zm + 36Td), которые для анализа наследования апомиксиса были опылены пылью культурного родителя. Результаты этого исследования выявили у гамаграсса независимую передачу двух компонентов апомиксиса (апомейоз, партеногенез) (Соколов, 2000). Кроме того, на основании этого и других экспериментов был сделан вывод о моногенном контроле апомейоза и полигенном контроле

партеногенеза. Таким образом, проведенные исследования продвинули представления о генетической природе апомиксиса у гамаграсса и его проявления у гибридов с кукурузой. Ранее многие исследователи считали контроль апомиксиса моногенным. Следовательно, программа работы по совершенствованию линий с добавлением 9 хромосом гамаграсса, сформулированная нами, является верной, а усилия по генно-инженерному пути создания апомиктов, начатые в некоторых лабораториях мира, не имеют четких перспектив. Прежде всего, неясно, имеются ли «специальные» гены апомиксиса, или бесполое размножение определяется изменениями в проявлении генов, контролирующих половой процесс у растений. Кроме того, мы не знаем, сколько этих генов и как организована их работа, а значит непонятно, как их переносить и т. д. К тому же мировая общественность негативно относится к геномодифицированным продуктам. Американские генетики к середине 1990-х гг. прошлого столетия показали, что культурная кукуруза и ее ближайший родственник – теосинте – отличаются единичными генами, контролирующими развитие (по разным оценкам – от 3 до 5) (Doebley *et al.*, 1995). Поэтому, индуцируя и отбирая мутантов, можно будет достаточно просто усилить ценные признаки у апомиктических гибридов. Используя γ -лучи в качестве мутагена, мы получили «кукурузоподобные» 58-хромосомные гибриды (40Zm + 18Td), весьма близкие по габитусу к культурному родителю. Эти растения имели один стебель, как и кукуруза, а неселектированные 58-хромосомные формы – 7–11 стеблей, кроме того, у них было 12–14 рядов в початке, а у исходных только 8–10. Понимая, что апомиктические кукурузно-трипсакумные гибриды будут конкурировать за рынок с гибридной кукурузой, мы провели сравнительный анализ признаков, по которым наблюдается их превосходство. К таковым необходимо отнести: 1) урожай зеленой массы, ее высокую фуражную ценность и содержание протеина; 2) содержание переваримых компонентов; 3) содержание полиненасыщенных жирных кислот в семенах; 4) толерантность к неблагоприятным почвенным и климатическим условиям. Эти несомненные преимущества позволили бы уже в настоящее время успешно бороться за коммер-

ческое использование кукурузно-трипсакумных гибридов в качестве фуражной культуры, но их полная мужская стерильность пока остается преградой на этом пути. С целью получения у них потомства (для формирования эндосперма необходимо опыление) приходится высевать в качестве опылителя кукурузу, как правило, в 4–5 сроков, с недельным интервалом между ними, что несложно делать в полевом опыте, но совершенно нетехнологично в производстве. Поэтому выяснение механизмов мужской стерильности у апомиктических кукурузно-трипсакумных гибридов является приоритетной задачей на ближайшее время. Подобная проблема у этих гибридов была и с женской фертильностью. Первоначально выделенные 39- и 49-хромосомные линии имели фертильность не более 5 % на початок. Нам удалось выяснить, что в значительной степени такая низкая завязываемость связана с особенностями роста пыльцевых трубок при опылении. Подбором опылителей удалось добиться 50 %-й фертильности, что с учетом многопочатковости гибридов делает их вполне конкурентоспособными с кукурузой по продуктивности. Вместе с тем в ближайшее время мы надеемся выяснить и устранить другие причины, снижающие женскую фертильность апомиктов. Как показал предварительный анализ, один из главных факторов, обуславливающих ее, – импринтинг (Sokolov, Khatypova, 2000), – это специфическое химическое и пространственное маркирование ДНК в хромосомах при формировании генеративных клеток, определяющее активность действия некоторых генов в развитии. При этом женские и мужские гаметы импринтируются по-разному и, соответственно, их гены вносят разный вклад в проявление признаков, в частности, число делений оплодотворенной центральной клетки зародышевого мешка, формирующей эндосперм (что определяет размер и вес зерновок). Импринтированные гены, пришедшие от матери, подавляют, а от отца, напротив, стимулируют рост эндосперма в зерновке. Для нормального развития эндосперма у большинства покрытосеменных растений, размножающихся половым путем, необходимо соотношение женских и мужских хромосом 2 : 1 соответственно, при ином соотношении эндосперм у злаков не развивается, что приво-

дит к абортивности зародыша. Важно отметить, что это правило, являющееся абсолютным для кукурузы, не работает строго у апомиктического гамаграсса, т. е. у последнего соотношение может отклоняться от 2 : 1, однако для развития эндосперма оплодотворение центральной клетки зародышевого мешка остается необходимым. У кукурузы импринтируемые гены, действие которых в сильной степени сказывается на развитии эндосперма и его размере (следовательно, и на урожае), локализованы в основном в хромосомах 4, 5 и 10. Особенно значительным эффектом на величину эндосперма обладает хромосома 5. Поэтому созданная нами линия с дополнительной хромосомой 5 кукурузы дает вес зерновок в два раза больший, чем 38-хромосомные (Sokolov, Khatypova, 2000).

Итак, в результате проведенных исследований показан сложный характер генетического контроля апомиктического развития, вскрыты механизмы женской стерильности бесполо-семенных гибридов и показаны пути ее преодоления, изучены генетические механизмы импринтинга и пути повышения продуктивности апомиктических гибридов с использованием этого эффекта. Получен патент США: «Апомиктическая кукуруза» № 5, 710, 367, зарегистрированный и в ряде других стран. Но самое главное – создана огромная коллекция апомиктических линий, которая может быть использована в качестве исходного материала как в исследованиях различных аспектов апомиктического развития, так и в работе по созданию коммерческих сортов и передаче кукурузе устойчивости к широкому спектру биотических и абиотических факторов.

Литература

- Петров Д.Ф. Значение апомиксиса для закрепления гетерозиса // Докл. АН СССР. 1957. Т. 112. С. 954–957.
- Соколов В.А. Независимое наследование и экспрессия апомейоза и партеногенеза у гибридов кукурузы с трипсакумом // Докл. РАН. 2000. Т. 374. № 2. С. 280–282.
- Соколов В.А., Киндигер Б., Хатыпова И.В. Изучение апомиктических кукурузно-трипсакумных гибридов // Генетика. 1998а. Т. 34. № 4. С. 492–498.
- Соколов В.А., Киндигер Б., Хатыпова И.В. 39-хромосомные кукурузно-трипсакумные апомиктически размножающиеся гибриды // Генетика. 1998б. Т. 34. № 4. С. 499–506.
- Berquist R.R. Selection for disease resistance in a maize

- breeding program // Eucarpia Maize and Sorghum Section Congr. X, 17–9 Sept. Varnia, Bulgaria, 1979. P. 198–206.
- Bergquist R.R. Transfer from *Tripsacum dactyloides* to corn of a major gene locus conditioning resistance to *Puccinia sorghi* // Phytopathology. 1981. V. 71. P. 518–520.
- Berthaud J., Savidan Y., Barre M., Leblanc O. *Tripsacum* // Biodiversity in Trust / Eds D. Fucillo, L. Sears, P. Stapleton. Cambridge, U.K.: Cambridge Univ. Press, 1997.
- Blakey C.A., Costich D., Sokolov V., Islam-Faridi M.N. *Tripsacum* genetics: from observations along a river to molecular genomics // Maydica. 2007. V. 52. P. 81–99.
- Branson T.F. Resistance in the grass tribe Maydeae to larvae of the western corn rootworm // Ann. Entomol. Soc. Am. 1971. V. 64. P. 861–863.
- Burkhart S.A., Kindiger B., Wright A.D. Fatty acid composition of oil from the caryopsis of *Tripsacum dactyloides* // Maydica. 1994. V. 39. P. 65–68.
- Burns J.C., Fisher D.S., Pond K.R., Timothy D.H. Diet characteristics, digesta kinetics, and dry matter intake of steers grazing eastern gamagrass // J. Anim. Sci. 1992. V. 70. P. 1251–1261.
- Clark R.B., Alberts E.E., Zobel R.W. *et al.* Eastern gamagrass (*Tripsacum dactyloides*) root penetration into and chemical properties of claypan soils // Plant and Soil. 1998. V. 200. P. 33–45.
- Cohen J.I., Galinat W.C. Potential use of alien germplasm for maize improvement // Crop Sci. 1984. V. 24. P. 1011–1015.
- de Wet J.M.J. *Tripsacum* introgression and agronomic fitness in maize (*Zea mays* L.) // Centre Agric / Eds A.C. Zeven, A.M. Vanharten. Publ. Doc. Wageningen, 1979. P. 203–210.
- Doebley J., Stec A., Gustus C. *teosinte branched1* and the origin of maize: evidence for epistasis and the evolution of dominance // Genetics. 1995. V. 141. № 1. P. 333–346.
- Doebley J.F. The taxonomy and evolution of *Tripsacum* and teosintes, the closest relatives of maize // Proc. Intern. Maize Virus Disease Colloq. and Workshop, 2–6 Aug. 1982 / Eds D.T. Gordon, J.K. Knoke, L.R. Nault, R.M. Ritter. Ohio State Univ., Ohio Agric. Res. and Development Ctr., Wooster, 1983. P. 15–28.
- Duvick S.A., Pollak L.M., White E.P.J. Altering the fatty acid composition of corn belt corn through *Tripsacum* introgression // Maydica. 2006. V. 51. № 2. P. 409–416.
- Faix J.J., Kaiser C.J., Hinds F.C. Quality, yield and survival of Asiatic bluestems and an eastern gamagrass in Southern Illinois // J. Range Manag. 1980. V. 33. P. 388–390.
- Foy C.D. Tolerance of eastern gamagrass to excess aluminum in acid soil and nutrient solution // J. Plant Nutr. 1997. V. 20. P. 1119–1136.
- Galinat W.C. Intergenomic mapping of maize, teosinte and *Tripsacum* // Evolution. 1974. V. 27. P. 644–655.
- Grimanelli D., Garcia M., Kaszas E. *et al.* Heterochronic expression of sexual reproductive programs during apomictic development in *Tripsacum* // Genetics. 2003. V. 165. P. 1521–1531.
- Grass Phylogeny Working Group. Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (Poaceae) // Annals MO Bot. Garden. 2001. V. 88. P. 373–457.
- Gurney A.L., Grimanelli D., Kanampiu F. *et al.* Novel sources of resistance to *Striga hermonthica* in *Tripsacum dactyloides*, a wild relative of maize // New Phytologist. 2003. V. 160. № 3. P. 557–568.
- Harlan J.R., deWet J.M.J. Pathways of genetic transfer from *Tripsacum* to *Zea mays* // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1977. V. 74(8), P. 3494–3497.
- Hoisington D., Khairallah M., Reeves T. *et al.* Plant genetic resources: What can they contribute toward increased crop productivity? // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1999. V. 96. P. 5937–5943.
- Hooker A.L. Resistance to *Helminthosporium turcicum* from *Tripsacum floridanum* Incorporated into corn // Maize Coop. Newsletters. V. 55. P. 87–88.
- Kindiger B., Sokolov V.A. Progress in development of apomictic maize // Trends Agron. 1997. V. 1. P. 76–94.
- Kindiger B., Beckett J.B. Cytological evidence supporting a procedure for directing and enhancing pairing between maize and *Tripsacum* // Genome. 1990. V. 33. P. 495–500.
- Mangelsdorf P.C., Reeves R. The origin of Indian corn and its relatives // Tex Agric. Exptl. Sta. Bull. 1939. P. 574:1–315.
- Metcalf R.L. Foreword // Methods for the Study of Pest Diabrotica / Eds J.L. Krysan, T.A. Miller. N.Y.: Springer Verlag, 1986. P. vii–xv.
- Moellenbeck D.J., Barry B.D., Darrah L. *Tripsacum dactyloides* (Gramineae) seedlings for host plant resistance to the western corn rootworm (*Coleoptera: Chrysomelidae*) // J. Econ. Entomol. 1995. V. 88. P. 1801–1803.
- Polk D.B., Adcock W.L. Eastern gamagrass // The Cattleman (February). 1964. P. 82–83.
- Reeves R.G., Bockholt A.J. Modification and improvement of a maize inbred by crossing it with *Tripsacum* // Crop Sci. 1964. V. 4. P. 7–10.
- Sokolov V.A., Khatypova I.V. The development of apomictic maize: update, problems and perspective // Genetika (Yugoslavia). 2000. V. 32. № 3. P. 331–353.
- Springer T.L., Dewald C.L. Eastern gamagrass and other *Tripsacum* species // Warm-season (C4) grasses / Eds L.E. Moser, L.E. Sollenberger, B.L. Burson. ASA, CSSA, and SSSA, Madison, WI, 2004. P. 955–973.

WIDE HYBRIDIZATION AS A SOURCE OF INCREASING CEREAL PLANT BIODIVERSITY

T.K. Tarakanova¹, V.A. Sokolov¹, E.A. Abdyrakhmanova¹, S.A. Blaky²

¹ Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia, e-mail: sokolov@bionet.nsc.ru;

² Department of Biology, Ball State University, Muncie, IN 47306-0440, USA

Summary

Wild relatives of agricultural crops are an important source of genetic diversity, and hybridization with them is the basic source of enlarging cultivated plant adaptive properties. In this connection, gamagrass (*Tripsacum dactyloides* L.) – a distant maize relative – has a number of agronomic traits and properties (first of all apomictic reproduction, drought tolerance, disease and pest resistance, high protein and indispensable aminoacids content, etc) that can be introgressed in maize under hybridization. Unique gamagrass × maize hybrids (*Zea mays* L.) with agronomic traits from the wild parent were produced at the Laboratory of Plant Cytology and Apomixis, ICG SB RAS.