

О ФАКТОРАХ, ВЛИЯЮЩИХ НА ВОЗНИКНОВЕНИЕ ЯРОВЫХ РАСТЕНИЙ В ПОПУЛЯЦИЯХ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ, РЖИ И ТРИТИКАЛЕ

П.И. Степочкин, Г.В. Артемова

Государственное научное учреждение Сибирский научно-исследовательский институт растениеводства и селекции СО РАСХН, Новосибирск, Россия, e-mail: peter_stepochkin@ngs.ru

Сроки хранения семян значительно увеличивали частоту спонтанного возникновения яровых растений в популяциях озимых тритикале при весеннем севе. Были найдены положительные корреляции между частотой их появления и температурой воздуха в июне, количеством осадков в июле в год формирования семян у озимых растений тритикале. Сорты ржи и некоторые формы тритикале различались по этому показателю. Для объяснения механизма спонтанного возникновения яровых растений в популяциях озимых культур используется гипотеза об участии мобильных элементов.

Ключевые слова: озимая пшеница, озимая рожь, тритикале, яровость, мутации.

В популяциях озимых культур пшеницы, ржи и тритикале при весеннем севе с различной частотой могут возникать растения, способные переходить к генеративному развитию без воздействия на них низких положительных температур (Зарубайло, 1952; Богомяков, 1963; Высокос, 1963; Styorochkin, 2001; Артемова, Степочкин, 2003, 2005; Рутц, 2005). Данный признак был доминантным, и большинство выделенных растений были гетерозиготными, так как потомство расщеплялось на яровые и озимые в соотношении, близком к 3 : 1 (Styorochkin, 2001; Артемова, Степочкин, 2003).

У пшенично-ржаных амфиплоидов яровые растения возникали спонтанно с различной частотой в зависимости от года урожая семян озимых растений, генотипа тритикале и года весеннего сева (Степочкин, 2005). На озимой пшенице было показано, что пониженные температуры в период созревания семян на материнском растении способствовали их яровизации, вследствие чего при весеннем севе из них с большой частотой вырастали растения, способные переходить к генеративному развитию (Зарубайло, 1952).

В данной работе ставилась задача проанализировать влияние сорта, срока хранения семян и условий года формирования семян озимых

культур на частоту возникновения яровых растений в их популяциях.

Материал и методы

Объектом исследований в данной работе были популяции девяти форм озимых тритикале О.312, Цекад 305, Цекад 90, Сирс 57, Алтайское 2, Алтайское 1, № 364, ЛМК 462 и УК 30, озимого сорта мягкой пшеницы Лютесценс 105, озимых сортов диплоидной ржи Короткостебельная 69 и Сибирская 82, тетраплоидной ржи Тетра Короткая и Влада.

Озимые сорта трех культур высевали весной для выявления в их популяциях биотипов, перешедших к генеративному развитию без яровизации, т. е. спонтанно возникших яровых растений.

Опыт закладывали в 1999, 2000, 2002, 2003, 2005 и 2007 гг. Семена отбирали соответственно из репродукции 1996, 1997, 1999, 2000, 2002 и 2006 гг. Количество растений в посевах каждой формы варьировало от 6138 (Алтайское 1) до 1721300 (ЛМК 462). Число яровых и озимых растений подсчитывали в середине–конце сентября.

Критерий однородности χ^2 и коэффициент корреляции вычислялись по П.Ф. Рокицкому (1973).

Результаты и обсуждение

У высеванных весной в поле в различные годы озимых форм тритикале, пшеницы и ржи обнаруживалась разная доля растений, перешедших к генеративному развитию (рис. 1). Наибольшая доля (1 : 200) таких спонтанно возникших яровых растений отмечена в 2002 г. в популяции диплоидной ржи Сибирская 82. У ржи отмечено существенное сортовое различие в пределах каждого уровня ploидности, а также между двумя уровнями ploидности (см. табл. 1).

В пределах изученных нами форм тритикале Цекад 305, Цекад 90, О.312 и пшеницы Лютеценс 105 частота появления яровых растений в популяции достоверно увеличивалась с удлинением срока хранения семян при условии, когда семена в сравниваемых парах были одного года

репродукции. Самое меньшее значение χ^2 , равное 9,37, было по сорту Цекад 90, высеванному в 2000 и 2003 гг., тем не менее оно значительно превосходило табличное значение 3,84 при $P = 0,05$ %.

Между собой по частоте появления яровых растений существенно различались сорта тритикале одного срока хранения семян и одного года посева О.312 и УК 30 ($\chi^2 = 115,9$), Алтайское 2 и № 364 ($\chi^2 = 103,3$), а также сорта ржи в пределах одного уровня ploидности. Не было различия между такими сортами, как Сирс 57 и Цекад 90 ($\chi^2 = 0,258$), Цекад 90 и О.312 ($\chi^2 = 0,0005$), ЛМК 462 и Алтайское 1 ($\chi^2 = 1,59$). То есть сортовое различие проявилось только между некоторыми генотипами.

Изучение популяции тритикале О.312 разных лет репродукции в опыте 2003 г. позволили

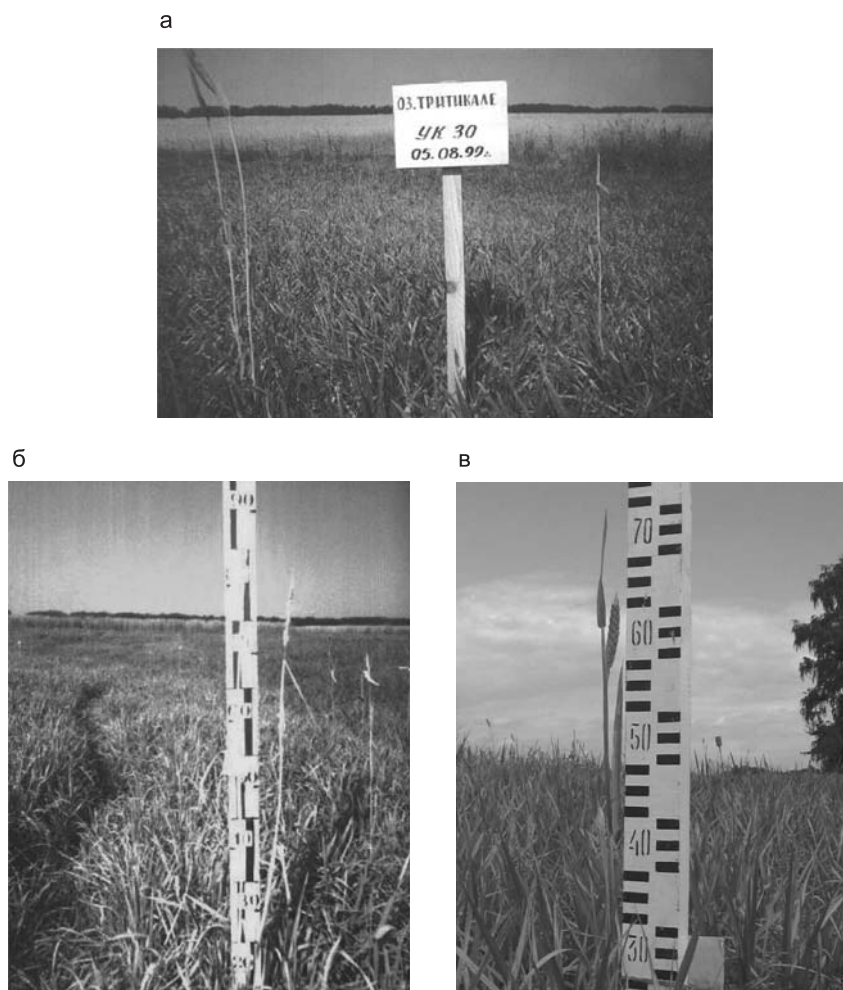


Рис. 1. Появление растений, перешедших к генеративному развитию, в популяциях озимой тритикале УК 30 (а), ржи Короткостебельная 69 (б) и пшеницы Лютеценс 105 (в) при весеннем севе.

Таблица 1

Частота появления яровых растений в популяциях озимых тритикале, ржи и пшеницы из семян разных лет репродукций и в разные годы опыта

Наименование культур, сортов	Год репродукции семян	Год весенне-го сева	Количество растений		Доля яровых растений, %	$\chi^2_{\text{факт.}}$ ($\chi^2_{0,05} = 3,84$)	
			всего	яровых		по годам опыта	по сортам
Тритикале							
Цекад 305	1996	2000	2471040	740	0,03	61,63	
Цекад 305	1996	2005	46380	44	0,095		
Сирс 57	1999	2001	18000	2	0,0111		
Сирс 57	2006	2007	1744400	7	0,0004		0,258
Цекад 90	2006	2007	2145000	11	0,0005		
Цекад 90	1999	2000	813120	11	0,0014	9,37	
Цекад 90	1999	2003	11848	2	0,0169		
О.312	1999	2003	12127	2	0,0165	15,08	
О.312	1999	2002	323400	6	0,0019		
О.312	2002	2003	12372	26	0,2101		
О.312	1996	2003	10780	20	0,1855	11,85	
О.312	1996	1999	602000	519	0,0862		
УК 30	1996	1999	303000	75	0,0247		
Алтайское 2	2000	2002	107800	373	0,346		103,3
№ 364	2000	2002	203300	333	0,1638		
ЛМК 462	1997	2000	1721300	602	0,03497		1,59
Алтайское 1	1997	2000	6138	4	0,06516		
Рожь диплоидная, $2x = 14$							
Короткостебельная 69	2001	2002	212520	218	0,102		599,6
Сибирская 82	2001	2002	203280	1065	0,524		
Рожь тетраплоидная, $4x = 28$							
Тетра Короткая	2001	2002	126280	64	0,051		42,4
Влада	2001	2002	180180	20	0,011		
Пшеница мягкая							
Лютесценс 105	1996	1999	293500	3	0,0010	15,95	
Лютесценс 105	1996	2005	407400	32	0,0079		

выявить некоторые связи между частотой появления яровых растений и погодными условиями (табл. 2).

Высокие положительные значения коэффициента корреляции получены по частоте появления яровых растений и температуре воздуха в июне года репродукции семян озимой тритикале ($r = +0,999$; $t_{\text{факт.}} = 46,6$; $t_{0,05} = 12,7$), а также по частоте появления яровых растений и количеству выпавших осадков в июле

года репродукции семян озимой тритикале ($r = +0,998$; $t_{\text{факт.}} = 24,8$; $t_{0,05} = 12,7$). Коэффициент корреляции между частотой появления яровых растений и температурой воздуха в июле года репродукции семян озимой тритикале был отрицательным и ниже порога достоверности ($r = -0,70$; $t_{\text{факт.}} = -1,4$; $t_{0,05} = 12,7$).

В популяциях озимых культур ржи и тритикале появление яровых растений не могло быть ни механической примесью, ни результатом

Таблица 2

Корреляция частоты появления яровых растений тритикале в 2003 г. с погодными условиями в летний период разных лет репродукции семян

Наименование формы тритикале	Год репродукции	Частота яровых растений	Средняя температура воздуха, °С		Количество осадков в июле, мм
			в июне	в июле	
О.312	1999	0,01649	15,1	22,2	9,2
О.312	1996	0,18553	16,7	21,6	59,2
О.312	2002	0,21015	17	18,1	70,5
R			+0,9995	-0,70	+0,998
$t_{\text{факт.}} (t_{0,05} = 12,7)$			46,6	-1,4	24,8

переопыления озимых форм яровыми, так как яровые формы этих культур никогда не высевались ни на данных участках, ни поблизости, ни даже в Новосибирской области (Styopochkin, 2001; Артемова, Степочкин, 2003).

Спонтанные яровые мутанты возникают с гораздо более редкой частотой, чем индуцированные мутанты (Рутц, 2005). Однако наши исследования тритикале показывают, что условия, при которых формировались семена исходной популяции, и условия, при которых вегетировали выросшие из них растения, могут значительно изменить частоту появления яровых растений (мутантов).

В некоторых работах сообщаются факты частичной яровизации семян озимой пшеницы в процессе их формирования на материнском растении при низких положительных температурах (Зарубайло, 1952; Рутц, 2005), а также при раннем весеннем севе, когда почва еще достаточно холодная для прохождения яровизации у проростков (Рутц, 2005). В таких популяциях увеличивалось количество растений, перешедших к генеративной фазе развития и давших жизнеспособные семена. Но это свойство в последующих поколениях наследовалось не от всех, а лишь от небольшой доли изученных растений.

Известно, что скорость и тип развития растений определяются сложным взаимодействием как их генетических систем, так и их генотипов с почвенно-климатическими условиями произрастания. Проявление этих свойств у яровых пшениц, тритикале и ржи во многом зависит от системы доминантных генов, определяющих

реакцию растений на яровизацию (Хотылева и др., 1995). У пшеницы известен основной ген *Vrn1*, который вырабатывает транскрипт, переключающий развитие растений от вегетативного к генеративному и локализованный в хромосомах пятой гомеологической группы (Law *et al.*, 1976; Maystrenko, 1980; Kato *et al.*, 1993; Korzun *et al.*, 1997; Danyluk *et al.*, 2003), а у ржи – в 5R хромосоме (Кобылянский, 1982).

Кроме того, в седьмой гомеологической группе хромосом этих культур находится ген *Vrn2*, доминантный аллель которого эпистатически взаимодействует с рецессивными аллелями гена *Vrn1*, подавляя их экспрессию посредством продукта-репрессора, синтезирующегося на матричной РНК TaVRT-2, следствием чего является прекращение синтеза транскрипта TaVRT-1, необходимого для запуска механизма генеративного развития растений. Наличие хотя бы одного доминантного аллеля гена *Vrn1*, нечувствительного к действию репрессора, вырабатываемого геном *Vrn2*, приводит к активной экспрессии локуса *Vrn1*, более того, его продукт сам начинает подавлять синтез репрессора гена *Vrn2* (Yan *et al.*, 2004; Kane *et al.*, 2005).

У гексаплоидных тритикале возможны мутации гена *Vrn1*, расположенного в хромосомах пятой гомеологической группы пшеницы и ржи. Его доминантное состояние хотя бы в одной из этих хромосом приведет к яровому типу развития растений.

Имеются литературные данные о том, что доминантные аллели *Vrn 1* в процессе эволюции пшеницы возникли в результате делеций в промоторном участке рецессивных генов *vrn1*

предковых озимых форм пшеницы, в результате чего фактор *TaVRT-2* не может распознать этот участок гена и выключить транскрипцию *TaVRT-1* фактора (Danyluk *et al.*, 2003; Yan *et al.*, 2004; Fu *et al.*, 2005; Loukoianov *et al.*, 2005).

Для объяснения механизма спонтанного появления яровых растений предполагается участие в наследственных изменениях растений их мобильных генетических элементов (МГЭ), возможно, транспозонов, находящихся в непосредственной близости или в самой регуляторной области гена *Vrn1*. Активность одной или нескольких копий мобильных элементов вблизи регуляторной части гена могла привести к образованию делеции сайта связывания репрессора в промоторной области вследствие ряда возможных механизмов: вырезания/встраивания МЭ, рекомбинации между копиями МЭ или образования локальных повреждений ДНК (в первую очередь двунитевых разрывов) с последующим образованием делеции в ходе работы систем клеточной репарации. Доминантный дерепрессированный аллель сайта связывания репрессора в гене *Vrn1* может возникнуть и в результате образования протяженной инверсии между двумя копиями МЭ, в ходе которой сайт связывания репрессора «переносится» на существенное расстояние от области начала транскрипции гена, или даже незначительной инверсии, разъединяющей сайт связывания и начало транскрипции за счет внедрения между ними барьерной/инсуляторной последовательности (ограничивающей цис-взаимодействия между регуляторными областями, оказавшимися по разные стороны от нее).

Образование дерепрессированного доминантного аллеля *Vrn1* вследствие активности МЭ может происходить (и, вероятно, происходит) постоянно с частотой, соответствующей частоте МЭ-опосредованных событий, характерной для данного вида. Следует заметить, что в отсутствие давления специфических факторов отбора (температурный режим, фотопериодизм) возникновение ярового фенотипа, соответствующего такому доминантному аллелю, не будет влечь за собой рост приспособленности его носителей, и такие аллели будут со временем элиминироваться из популяции. Однако в популяциях умеренного климатического пояса яровой фенотип адаптивен к сезонным изме-

нениям климата, и доминантные *Vrn1* аллели, однажды появившись, будут иметь селективное преимущество и сохраняться в высокой концентрации.

Кроме того, следует отметить, что экологические факторы в таких популяциях могут носить стрессовый характер, а воздействие таких факторов на геном, как было предположено Б. Мак-Клинтон и продемонстрировано в ряде экспериментальных работ, ведет к мобилизации геномных МЭ (McClintock, 1984; Чересиз и др., 2008). Индукция экспрессии и/или перемещений МЭ широким спектром стрессовых факторов геномной и окружающей среды особенно характерна для растений. В число таких факторов входят вирусные, бактериальные и микозные инфекции, процедуры культивирования растительных клеток *in vitro* (получение каллусных культур, изоляция протопласта и др.), обработка рядом химических препаратов, ранение (Grandbastien, 1998), а также климатические факторы, в частности, холодостресс (Casacuberta, Santiago, 2003).

Индукцированная стрессом активация растительных ретротранспозонов связывается с наличием в их промоторной области (5'-длинный концевой повтор) *cis*-регуляторных последовательностей, схожих с регуляторными последовательностями генов системы стрессового ответа растений, способных откликаться на различные стимулы (Grandbastien, 1998). Альтернативный путь стрессовой активации МЭ растений включает в себя механизм релаксации систем геномного сайленсинга под действием стресса, как это продемонстрировано в случае активации ретротранспозонной последовательности *ZmM1* рисового генома, вызываемой сильнейшим деметилированием содержащего ее локуса под действием холода (Steward *et al.*, 2002).

Таким образом, в растительных популяциях умеренных широт можно ожидать вспышки мутабельности, связанные с активностью МЭ под действием экологических факторов, и повышенную частоту фиксации тех инсерционных аллелей, наличие которых будет связано с адаптацией к действующим стрессовым факторам и будет предоставлять селективное преимущество их носителям. Представляется вполне вероятным, что вышеуказанные факто-

ры могли приводить к появлению делеционных дерепрессированных аллелей *VRN1*, запускающих адапционную генетическую программу, характерную для яровых растений.

У пшеницы сорта Лютесценс 105 в 2005 г. у тритикале О.312 в 2003 г. и у ржи Сибирская 82 в 2002 г. наблюдали высокую частоту появления яровых мутантов, что очень похоже на «вспышку» мутаций. У изученных форм озимых культур на активность таких элементов могли повлиять летние условия во время цветения и формирования семян при обычных для озимых культур сроках вегетации, что в конечном итоге выразилось в различной частоте появления яровых растений.

Выводы

Частота спонтанного появления яровых растений в популяциях изученных форм озимых культур пшеницы, ржи и тритикале при весеннем севе в значительной мере увеличивалась от удлинения срока хранения семян, сформировавшихся на озимых растениях. У озимой тритикале О.312 положительные корреляции найдены между частотой появления яровых растений и температурой воздуха в июне месяце, а также количеством осадков в июле месяце в годы формирования семян на озимых материнских растениях. Различия по частоте спонтанного появления яровых растений отмечены между сортами ржи и некоторыми формами тритикале. Для объяснения механизма появления яровых растений в популяциях озимых культур предполагается участие мобильных генетических элементов.

Литература

- Артемова Г.В., Степочкин П.И. Изучение частоты проявления спонтанных яровых мутантов в популяциях сортов озимой ржи двух уровней плоидности // Матер. междунар. науч.-практич. конф. 7–9 июля 2003 г. Киров, 2003. С. 58–60.
- Богомяков С.Т. Изменение наследственности пшеницы путем направленного воспитания // Матер. науч. конф.: Управление наследственностью сельскохозяйственных растений. М.: Изд-во с.-х. литературы, журналов и плакатов, 1963. С. 220–226.
- Высокос Г.П. Выведение сортов яровых культур путем направленного воспитания // Матер. науч. конф.: Управление наследственностью сельскохозяйственных растений. М.: Изд-во с.-х. литературы, журналов и плакатов, 1963. С. 255–269.
- Зарубайло Т.Я. О возможности яровизации незрелых семян на материнском растении // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1952. Т. 29. Вып. 3. С. 3–11.
- Кобылянский В.Д. Морфологические особенности ржи в связи с задачами селекции // Рожь. Генетические основы селекции. М.: Колос, 1982. С. 42–58.
- Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика. Минск: Вышэйш. шк., 1973. 320 с.
- Рутц Р.И. Научные основы и практические результаты селекции яровой мягкой пшеницы и озимых мягликовых культур в Западной Сибири. Новосибирск: ИПЦ Юпитер, 2005. 624 с.
- Степочкин П.И. Факторы, влияющие на частоту возникновения яровых растений в популяциях озимых тритикале // Докл. РАСХН. 2005. № 2. С. 3–5.
- Хотылева Л.В., Каминская Л.Н., Корень Л.Б. и др. Создание новых генетических источников тритикале на основе рекомбиногенеза в системах геномно-замещенных форм, линий пшеницы с различной комбинацией *Vrn*-генов и гомозиготизации в культуре *in vitro* // Генетические основы селекции сельскохозяйственных растений. М.: Наука, 1995. С. 35–55.
- Чересиз С.В., Юрченко Н.Н., Иванников А.В., Захаров И.К. Мобильные элементы и стресс // Информ. вестник ВОГиС. 2008. Т. 12. № 1/2. С. 216–241.
- Casacuberta J., Santiago N. Plant LTR-retrotransposons and MITEs: control of transposition and impact on the evolution of plant genes and genomes // Gene. 2003. V. 311. P. 1–11.
- Danyluk J., Kane N.A., Breton G. *et al.* TaVRT-1, a putative transcription factor associated with vegetative to reproductive transition in cereals // Plant Physiology. 2003. V. 132. P. 1849–1860.
- Fu D., Szucs P., Yan L. *et al.* Large deletions within the first intron in VRN-1 are associated with spring growth habit in barley and wheat // Mol. Genet. Genomics. 2005. V. 273. P. 54–65.
- Grandbastien M.A. Activation of plant retrotransposons under stress conditions // Trends Plant Sci. 1998. V. 3. P. 181–187.
- Kane N.A., Danyluk J., Tardif G. *et al.* TaVRT-2, a member of the StMADS-11 clade of flowering repressors, is regulated by vernalization and photoperiod in wheat // Plant Physiol. 2005. V. 138. P. 2354–2363.
- Kato K., Nakagawa K., Kuno H. Chromosomal location

- of the genes for vernalization response, *Vrn2* and *Vrn4*, in common wheat, *Triticum aestivum* L. // Wheat Inform. Service. 1993. V. 76. P. 53.
- Korzun V., Roder M., Worland A.J., Borner A. Interchromosomal mapping of genes for dwarfing (*Rht 12*) and vernalization response (*Vrn1*) in wheat by using RFLP and microsatellite markers // J. Plant. Breed. 1997. V. 116. P. 227–232.
- Law C.N., Worland A.J., Giorgi B. The genetic control of ear-emergence time by chromosomes 5A and 5D of wheat // Heredity. 1976. V. 36. № 1. P. 49–58.
- Loukoianov A., Yan L., Blechl A. *et al.* Regulation of *VRN-1* vernalization genes in normal and transgenic polyploid wheat // Plant Physiol. 2005. V. 138. P. 2364–2373.
- Maystrenko O.I. Cytogenetic study of the growth habit and ear-emergence time in wheat (*Triticum aestivum* L.) // Well-Being in Mankind and Genetics: Proc. of the XIV Intern. Congr. of Genetics. Moscow: MIR Publishers, Russia. 1980. V. 1. P. 267–282.
- McClintock B. The significance of responses of the genome to challenge // Science. 1984. V. 226. P. 792–801.
- Steward N., Ito M., Yamaguchi Y. *et al.* Periodic DNA methylation in maize nucleosomes and demethylation by environmental stress // J. Biol. Chem. 2002. V. 277. № 40. P. 37741–37746.
- Stypochkin P.I. Working out and studies of Siberian triticale genepool // Genetic collections, isogenic and alloplasmic lines: Proc. of Intern. Conf. Novosibirsk, Russia, 30 July – 3 August 2001. 2001. P. 235–237.
- Yan L., Loukoianov A., Blechl A. *et al.* The wheat *VRN2* gene is a flowering repressor down-regulated by vernalization // Science. 2004. V. 303. № 5664. P. 1640–1644.

ABOUT FACTORS INFLUENCING THE SPRING PLANTS APPEARANCE IN THE POPULATIONS OF WINTER WHEAT, RYE AND TRITICALE

P.I. Stepochkin, G.V. Artemova

State Scientific Institution Siberian Research Institute of Plant Industry and Selection SB RAAS,
Novosibirsk, Russia, e-mail: peter_stepochkin@ngs.ru

Summary

The long period of winter triticale seeds storage considerably increased the frequency at which spontaneous spring plants appeared in their populations after spring sowing. Positive correlations have been found between the frequency of spring plants appearance and air temperature in June and the amount of precipitation in July in the years of winter triticale seeds forming. Different frequency of spring plants appearance was noted between the rye and some triticale varieties. To explain the mechanism of spontaneous appearance of spring plants in the population of winter crops, the activity of mobile genetic elements is suggested.