

ՀՀ ԿՐԹՈՒԹՅԱՆ ԵՎ ԳԻՏՈՒԹՅԱՆ ՆԱԽԱՐԱՐՈՒԹՅՈՒՆ
ԵՐԵՎԱՆԻ ՊԵՏԱԿԱՆ ՀԱՄԱԼՍԱՐԱՆ

ՍԱԴՈՅԱՆ ՌՈՒԶԱՆՆԱ ՌՈԲԵՐՏԻ

ՀԻՔՐԻԴԱՅԻՆ ՑՈՐԵՆՆԵՐԻ ՕՆՏՈԳԵՆԵԶԻ ԳԵՆԵՏԻԿԱԿԱՆ
ԱՌԱՆՁՆԱՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԸ

Գ.00.15 – “Գենետիկա” մասնագիտությամբ
կենսաբանական գիտությունների դոկտորի
գիտական աստիճանի հայցման ատենախոսության

Ս Ե Ղ Մ Ա Գ Ի Ր

ԵՐԵՎԱՆ - 2015

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РА
ЕРЕВАНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

САДОЯН РУЗАННА РОБЕРТОВНА

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА
ГИБРИДНЫХ ПШЕНИЦ

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук по специальности
03.00.15 – “Генетика”

ЕРЕВАН – 2015

Ատենախոսության թեման հաստատվել է ՀՀ ԳԱԱ Բուսաբանության ինստիտուտում

Պաշտոնական ընդդիմախոսներ՝ ՀՀ ԳԱԱ թղթակից անդամ, կենս. գիտ. դոկտոր, պրոֆեսոր Ռ.Մ. Հարությունյան
կենս. գիտ. դոկտոր, պրոֆեսոր Ա.Վ.Ուսատով
գյուղ. գիտ. դոկտոր, պրոֆեսոր Հ.Վ. Հովսեփյան

Առաջատար կազմակերպություն՝ ՌԳԱ Ն.Ի.Վավիլովի անվ. ընդհանուր գենետիկայի ինստիտուտ

Ատենախոսության պաշտպանությունը տեղի կունենա 2015 թ. դեկտեմբերի 25-ին, ժամը 14⁰⁰-ին, Երևանի պետական համալսարանում գործող ՀՀ ԲՈՀ-ի Կենսաֆիզիկայի 051 մասնագիտական խորհրդի նիստում (0025, Երևան, Ա. Մանուկյան փ. 1, ԵՊՀ, կենսաբանության ֆակուլտետ):

Ատենախոսությանը կարելի է ծանոթանալ Երևանի պետական համալսարանի գրադարանում:

Ատենախոսության սեղմագիրն առաքված է 2015 թ. նոյեմբերի 24-ին:

051 մասնագիտական խորհրդի գիտական քարտուղար
Կենսաբանական գիտությունների թեկնածու, դոցենտ  Մ.Ա. Փարսադանյան

Тема диссертации утверждена в Институте Ботаники НАН РА

Официальные оппоненты: член-корр. НАН РА, доктор биол. наук,
профессор Р.М.Арутюнян
доктор биол. наук, профессор А.В.Усатов
доктор с.-х. наук, профессор Г.В.Овсепян

Ведущая организация: Институт общей генетики им. Н.И.Вавилова РАН

Защита диссертации состоится 25-го декабря 2015г. в 14⁰⁰ часов на заседании Специализированного совета 051 по Биофизике ВАК РА при Ереванском государственном университете (0025, Ереван, ул. А. Манукяна 1, ЕГУ, биологический факультет).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Ереванского государственного университета.

Автореферат диссертации разослан 24-го ноября 2015 г.

Ученый секретарь специализированного совета 051
Кандидат биологических наук, доцент



М.А.Парсаданян

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Территория Армении является одной из важнейших составляющих Переднеазиатского очага происхождения культурных растений (Малая Азия, Закавказье, Иран, Горный Туркменистан), где особенно велико разнообразие пшениц по числу ботанических видов и разновидностей (Вавилов, 1987). Здесь и в настоящее время произрастают дикие сородичи культурных растений: однозернянки (диплоиды) и двузернянки (тетраплоиды) встречаются не единичными экземплярами, а вместе с видами рода *Aegilops L.* образуют целые сообщества (Флора Армении, 2010). В местах совместного произрастания диких и культурных видов наблюдается спонтанное возникновение гибридов (Feldman, 2001; Назарова и Степанян-Гандилян, 2004). Стародавние сорта пшениц, сохранившиеся до наших дней и произрастающие на территории Армении, хорошо приспособлены к ее сложным и разнообразным природно-климатическим условиям. Они являются естественными донорами таких важных хозяйственно-ценных признаков, как невосприимчивость к болезням, высокобелковость, засухоустойчивость и зимостойкость. В этой связи, актуальными представляются вопросы сохранения, изучения и успешного использования в селекции местного генофонда, который может стать ценным донором ряда полезных признаков.

При анализе индивидуального развития - одним из оптимальных подходов к изучению роли генетических факторов является исследование растений с резкими фенотипическими изменениями. В эволюции пшеницы важную роль играют естественные доминантные мутации, взаимодействие которых может приводить к возникновению депрессивных или летальных форм гибридных растений, тем самым препятствуя определенным видам скрещивания и успешной реализации селекционных программ. Расселение из центров их происхождения по всем континентам, распространение доминантных мутаций, приводящих к гибридной депрессии, а также дивергенция отдельных членов комплементарных систем депрессивности способствовали видовой, биотипической и эколого-географической локализации пшеницы. Как результат, гибридная депрессия проявляется как при внутривидовых, так и межвидовых скрещиваниях. При этом степень депрессии растений гибридного поколения зависит от типа взаимодействия генов и силы их аллелей (Бабаджанян, 1974; Садоян и Гандилян, 2000; Садоян, 2008; Zeven, 1970; Naskidashvili et al., 2010; Singh et al., 2012; Vikas et al., 2013).

У рода *Triticum L.* широкое распространение генов депрессивности, их совместное проявление, а также сцепленность между собой и с генами, детерминирующими хозяйственно-ценные признаки (высокобелковость, иммунитет к различным болезням, конкурентоспособность, масса зерновок), фактически способствуют их включению в генофонд новых

сортов (Пухальский, 2002, Драгович, 2008). При этом гибридная депрессивность создает серьезные трудности в процессе селекции, вызывая глубокие изменения, происходящие в гибридном организме в результате взаимодействия различных генов (Садоян и Погосян, 2007; Zhang et al., 2005; Naskidashvili et al., 2010; Tsunewaki, 2011; Tikhenko et al., 2014). Исследование закономерностей онтогенетического развития пшениц необходимо и для оценки жизнедеятельности их гибридов. Детальное изучение комплекса вопросов, связанных с генами летальности у пшениц, может пролить свет на вопросы эволюционной генетики рода *Triticum L.*, а также физиологии и биохимии индивидуального развития представителей данного таксона. Кроме того, исследование генетических особенностей пшениц необходимо как для выявления факторов, лимитирующих объем и качество урожая, так и для определения стратегии будущих селекционных работ (Edmeades et al., 2004; Foulkes et al., 2007; Fischer, 2011).

Для Армении, учитывая ее ландшафтное разнообразие, вертикальную зональность и наличие сельскохозяйственных зон, особое значение приобретает выведение сортов, предназначенных для возделывания в определенных регионах республики. Получение высокого урожая с хорошим качеством в первую очередь зависит от биологических и хозяйственных признаков сортов, улучшение которых и есть важнейшая задача селекции (Longin et al., 2014). Основой для этого является генетическое обогащение гибридной популяции за счет получения и исследования широкого спектра изменчивости исходного материала с целью дальнейшего выведения интенсивных и пластичных форм пшеницы. С учетом этих требований и происходит обновление и пополнение сортового состава пшениц (Гончаров и др., 2014; Юхневская, 2014; van Gastel et al., 2002). Элитные и супер-элитные семена новых сортов с оптимальными показателями могут быть использованы для получения и производства высококачественного зерна. Особое внимание уделяется и первичному семеноводству для получения семенного материала новых сортов и расширения их площадей (Couviour et al., 2011). Стандартная схема гибридного разведения пшениц была модифицирована Longin et al. (2014) с целью выявления главных параметров для максимального отбора в гибридных поколениях.

В последние десятилетия генетические исследования гибридной депрессивности пшениц в Армении были приостановлены. Необходимость возобновления работ в данной области обусловлена актуальностью выявления и практического использования колоссальных ресурсов естественной изменчивости генофонда местных видов и сортов пшениц. Кроме того, полученные в рамках указанных исследований результаты могут пролить свет и на некоторые вопросы эволюции зерновых.

Цель и задачи исследования. Целью работы являлось тестирование филогенетических связей рода *Triticum L.* на основе сравнительного изучения возникновения, географической и видовой

локализации отрицательных спонтанных доминантных мутаций на территории Южного Кавказа; исследование эндемичных и селекционных сортов пшениц Армении для последующего широкого использования в селекционных программах; оценка регуляторных механизмов жизнедеятельности полученных гибридов; выведение новых высокопродуктивных, устойчивых к болезням, зимостойких и экологически пластичных сортов пшеницы.

Для достижения поставленной цели были сформулированы следующие задачи:

1. Установить частоты естественных отрицательных мутаций в Переднеазиатском генцентре происхождения культурных растений (в частности, на территории Южного Кавказа), их генезис, концентрацию, локализацию, географию и пути распространения в процессе эволюции.
2. Проследить переход естественных отрицательных мутаций от изначальных форм в современные виды и сорта пшениц, оценить их значение и возможные пути элиминации или экспрессии при использовании в селекции.
3. Изучить генетическую структуру эндемичных и селекционных сортов пшениц Армении по генам гибридной депрессивности и дать их агробиологическую характеристику.
4. Установить степень ассоциации наличия или отсутствия одной из форм гибридной депрессивности (карликовости) с интенсивностью и направленностью физиологических, биохимических и цитологических изменений в онтогенезе гибридных пшениц.
5. Определить уровни морфологических и биохимических показателей исследуемых гибридов пшеницы для различных генотипов с летальной и полуметальной формами гибридной карликовости. Протестировать возможность преодоления или смягчения эффекта летальности в случае гибридной карликовости через γ -облучение материнских форм различными дозами.
6. Составить сводный каталог доминантных и рецессивных аллелей генов гибридной депрессивности у различных видов и районированных сортов пшеницы на основе результатов испытания образцов из мировой коллекции озимой мягкой пшеницы.
7. Определить место и роль эндемичных и селекционных сортов пшениц Армении в Переднеазиатском очаге происхождения культурных растений с учетом скрытых резервов генетической изменчивости и их фенотипических проявлений.

Научная новизна работы.

- Установлено, что стародавние и селекционные сорта пшениц Армении отягощены генами гибридной депрессивности. В зависимости от биотипа наблюдается отклонение от общей закономерности локализации генов некроза. Выявлено, что местные пшеницы отличаются

концентрацией слабых и умеренных аллелей гена *Ne1* у озимых форм, что характерно для яровых.

- Выявлены особенности распределения видовой, географической и биотипической локализации генов депрессивности пшениц на территории Южного Кавказа в зависимости от природно-климатических условий. Обнаружено, что пшеницы этого региона различаются по частоте встречаемости генов депрессивности, силе аллелей и отсутствием отдельных генов или их сочетанием.
- Выявлено многостороннее влияние генов гибридной карликовости на некоторые особенности онтогенетического развития гибридных растений, индуцирующие морфологические, анатомические, цитологические и физиологические изменения различного характера и интенсивности, а также установлена их взаимосвязь для летальных и полuletальных форм.
- Впервые в качестве возможного пути преодоления или снижения уровня гибридной депрессии проведено γ -облучение материнской формы карликового гибрида Dwarf I.
- На основании результатов исследования мировой коллекции ICARDA/CIMMYT и ВИР выведены и изучены пять новых районированных сортов озимой мягкой пшеницы по генам гибридной депрессивности.
- Организовано первичное семеноводство по модернизированной ускоренной методике с целью скорейшего внедрения новых сортов пшеницы в сельскохозяйственное производство.

Практическая значимость. Многосторонняя информация о генах летальности пшеницы является необходимым элементом общей программы изучения генетической структуры сортов, нацеленной на их использование в селекции.

Наличие в одном генотипе нескольких доминантных генов приводит к совместному проявлению различных типов гибридной депрессивности. Исследование генов депрессивности у новых сортов носит непрерывный характер ввиду сцепленности этих генов с генами, контролирующими важные хозяйственно-ценные признаки.

Изучение генетической структуры пшениц, в частности местных эндемичных и селекционных сортов, по генам гибридной депрессивности является условием более эффективной организации селекционного процесса в конкретных зонах республики с использованием местного генофонда для создания здоровых гибридных комбинаций в первом и последующих поколениях.

Исходя из необходимости преодоления гибридной депрессивности и правильного подбора родительских форм в селекции, на основе литературных и наших экспериментальных данных

составлен сводный каталог (более 3 тыс. сортов), содержащий информацию о доминантных и рецессивных аллелях генов гибридной депрессивности у разных видов пшениц (Приложение).

На основе исследования местного генофонда пшениц, а также анализа информации о распространенности различных типов гибридной депрессивности в пшеницах Южного Кавказа, нами представлена подробная агробиологическая характеристика эндемичных и селекционных сортов.

Выведены пять новых сортов озимой мягкой пшеницы, районированных для внедрения в сельскохозяйственное производство республики в условиях Араратской равнины, а также в предгорных и горных зонах и Зангезуре.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Анализ собственных и литературных данных показал, что спонтанное скрещивание некоторых видов диких пшениц и эгилопсов с разными уровнями плоидности в ареалах совместного произрастания способствует фенотипическому проявлению естественных отрицательных мутаций, что играет существенную роль в формообразовательных процессах и передаче этих мутаций современным видам рода *Triticum L.* Рассмотрение гибридной депрессивности в качестве генетического изолирующего механизма между видами при сочетании сильных аллелей генов, контролирующих данное явление.
2. Выявление закономерностей видовой, биотипической и географической локализации генов гибридной депрессивности пшениц южнокавказского происхождения при наличии определенных различий локализаций по биотипу, частоте встречаемости, силе аллелей и отсутствию фенотипического проявления ряда генов. Приведены конкретные примеры, в частности, отмечено, что в пшеницах Армении ген *Ne1*, который свойствен яровым сортам, встречается в основном у озимых форм.
3. Обнаружение закономерности видовой, биотипической и географической локализации генов гибридной карликовости, некроза, красного и белокрапчатого хлорозов у определенных форм пшениц южнокавказского происхождения. Показано неблагоприятное влияние комплементации доминантных генов депрессивности на морфологические, анатомические, цитологические, физиологические и биохимические параметры гибридных пшениц, что приводит к летальной или полулетальной форме гибридной карликовости.
4. Анализ наличия или отсутствия генов гибридной депрессивности, основанный на результатах генетического исследования селекционных и стародавних сортов-популяций пшениц, в качестве важнейшего критерия при выведении новых, более продуктивных, высококачественных и сильных, сортов местных пшениц.

Апробация работы. Основные результаты работы доложены и обсуждены на:

- XVI International Botanical Congress (St. Louis, USA, 1999)
- международной конференции по проблемам стабильного развития агропродовольственной системы Закавказского региона (Ереван, РА, 2002)
- международной научной конференции “Актуальные проблемы качества и безопасности сельскохозяйственных продуктов и тенденции развития аграрной научно-образовательной системы” (Ереван, РА, 2004)
- международной научной конференции, посвященной 75-летию АрмСХА (Ереван, РА, 2005)
- чтениях по актуальным вопросам генетики, радиобиологии и радиэкологии, посвященным памяти В.И.Корогодина и В.А.Шевченко (Дубна-Москва, РФ, 2009)
- II международной научно-практической конференции "Актуальные вопросы и перспективы развития сельскохозяйственных наук" (Омск, РФ, 2015)
- International Conference on Innovative Technologies in Plant Growing and Conservation of Agricultural Products (Shefayim Kibbutz, Israel, 2015).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 26 научных работ, из них 2 монографии.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, обзора литературы, главы с описанием материалов и методов, четырех глав с изложением результатов собственных исследований, их обсуждения, выводов, практических рекомендаций, приложения и авторских свидетельств для 5 сортов. Работа изложена на 214 страницах текста, иллюстрирована 50 таблицами и 13 рисунками. Список цитированной литературы включает 366 источника.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **Введении** обоснованы актуальность темы исследования, цель и задачи, научная новизна и практическая значимость работы, основные положения, выносимые на защиту.

ГЛАВА I ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Земледелие в доисторической Армении.

Армянское нагорье является одним из древнейших очагов орошаемого земледелия, где до сих пор сохранились каналы, построенные еще во втором тысячелетии до н.э (Национальный атлас Армении, 2008 (на арм.)). В бронзовом веке основным направлением растениеводства являлось возделывание зерновых культур, в частности пшеницы и ячменя (Овсепян, 2009 (на арм.)). В результате многовекового опыта еще в раннем бронзовом веке местным населением проводились смешанные посевы ячменя (95%) и пшеницы (5%), которые даже при неблагоприятных природно-климатических условиях обеспечивали наибольший урожай (Туманян, 1948).

Впервые сообщение об археоботанических находках (обнаружение обугленных зерновок пшеницы и ячменя) около Нахичевани было опубликовано еще в начале XX века (Лалаян, 1904, на арм). В Армении первая профессиональная публикация археоботанических материалов принадлежит С.Тамамшяну (1935, на арм). О результатах анализа обугленных зерен пшеницы и ячменя в 1944 году сообщил М.Г.Туманян, позднее представивший важнейшие сведения о ранее существовавших на территории исторической Армении круглозерных, безостых, многорядных, а также удлинённых с эллипсоидными зернами формах ячменя (Туманян, 1948).

1.2. Географическое расположение Армении, природно-климатические условия и сельскохозяйственные зоны.

Представлена подробная информация о природно-климатических условиях Армении и отдельно девяти сельскохозяйственных зон.

1.3. Гибридная депрессивность пшеницы (история вопроса).

Приводятся данные об обнаружении, распространении, частоте встречаемости, географической, биотипической, видовой, геномной и хромосомной локализации генов гибридной депрессивности (табл. 1).

**Хромосомная и видовая локализация различных доминантных генов летальности
у родов *Triticum L.* и *Aegilops L.****

Геном	Тип летальности	Хромосомная локализация	Видовая локализация
A	Красный хлороз	Ch _{1red} 2AL	<i>T.urartu</i> , <i>T.dicoccum</i> , <i>T.dicoccoides</i> , <i>T.macha</i>
B	Гибридный некроз	Ne ₁ 5BL	<i>T.aestivum</i> , <i>T.compactum</i> , <i>T.macha</i> , <i>T.spelta</i> , <i>T.sphaerococcum</i> , <i>T.vavilovii</i> , <i>T.zhukovskyi</i> ; <i>T.dicoccum</i> , <i>T.dicoccoides</i> , <i>T.durum</i> , <i>T.persicum</i> , <i>T.polonicum</i> , <i>T.timopheevii</i> , <i>T.turanicum</i> , <i>T.turgidum</i> , <i>T.boeoticum</i> , <i>T.monococcum</i> , <i>Ae.speltoides</i> , <i>Ae.longissima</i> , <i>Ae.sharonensis</i>
		Ne ₂ 2BS	<i>T.aestivum</i> , <i>T.compactum</i> , <i>T.spelta</i> , <i>Ae.bicornis</i>
	Гибридная карликовость	D ₂ 2BL	<i>T.aestivum</i> , <i>T.compactum</i> , <i>T.macha</i> , <i>T.spelta</i> , <i>T.sphaerococcum</i> , <i>T.petropavlovskyi</i> , <i>T.aethopicum</i> , <i>T.dicoccum</i> , <i>T.dicoccoides</i> , <i>T.georgicum</i> , <i>T.ispahanicum</i> , <i>T.monococcum</i> , <i>T.persicum</i> , <i>T.polonicum</i> , <i>T.turanicum</i> , <i>T.turgidum</i>
		D ₃	<i>T.aestivum</i>
		D ₁ -D ₃	<i>T.aestivum</i>
D-B			
B-B		D ₂ -D ₃	<i>T.aestivum</i> , <i>T.compactum</i> , <i>T.durum</i>
	Белокрапчатый хлороз	Ch _{2ws}	<i>T.aestivum</i> , <i>T.macha</i> , <i>T.durum</i> , <i>T.turgidum</i>
D	Гибридная карликовость	D ₁ 2DL	<i>T.aestivum</i> , <i>T.compactum</i> , <i>Ae.squarrosa</i>
	Красный хлороз	Ch _{2red} 3DL	<i>Ae.cylindrica</i> , <i>Ae.squarrosa</i> , все гексаплоиды
-	Белокрапчатый хлороз	Ch _{1ws} ⁻ Ch _{3ws}	<i>T.aestivum</i>

*Таблица составлена по данным: Hurd and McGinnis, 1958; Tsunewaki, 1960; Tsunewaki and Kihara, 1961; Hermsen, 1963, 1967, 1972; Nishikawa 1964; Tsunewaki and Hamada, 1968; Zeven, 1969, 1976, 1981; Дарбинян, 1973; Бекназарян и Бабаджанян, 1976; Наврузбеков, 1982; Наскидашвили, 1984; Пухальский, 2002; Mori and Tsunewaki, 1992; Hart et al., 1993; Садоян и Гандилян, 2000; Chu et al., 2006; Садоян, 2008; *Advances in Triticum Research and Application*, 2013.

1.3.1. Генетический механизм возникновения гибридной депрессивности.

Обсуждаются вопросы возникновения и многообразного проявления гибридной депрессивности при внутривидовых, межвидовых и межродовых скрещиваниях. Дается характеристика отдельных типов гибридной депрессивности: гибридный некроз, красный и белокрапчатый хлорозы*. При всех типах депрессивности гибриды или летальны, или полуметальны, и часто не дают потомства (Kochumadhavan et al., 1984).

Гибридный некроз проявляется в различные периоды онтогенетического развития в зависимости от силы сочетающихся аллелей. Начинается он с кончиков старых листьев и продолжается их последующим вымиранием. На листьях появляются бурые пятна, которые постепенно сливаются. Лист желтеет, высыхает. Гибридный некроз возникает в случае сочетания двух доминантных комплементарных генов - Ne_1 и Ne_2 , которые локализованы в геноме В (Chu et al., 2006). Молекулярный механизм возникновения гибридного некроза до сих пор не известен (Mizuno and Takumi, 2008).

Ранее было установлено (Hermsen, 1963), что ген Ne_1 имеет следующие аллели: Ne_1^s (сильный), Ne_1^m (умеренный) и Ne_1^w (слабый), ген Ne_2 имеет аллели: Ne_2^s (сильный), Ne_2^{ms} (умеренно-сильный), Ne_2^m (умеренный), Ne_2^{wm} (слабо-умеренный), Ne_2^w (слабый).

При хлорозах пшениц происходит дегенерация ассимиляционного аппарата, общее уменьшение хлорофилла, что в свою очередь приводит к депрессивности гибридного поколения. Гибридный красный хлороз начинается с появления малиновых пятен на кончиках листьев верхних ярусов. Далее краснота проходит, все растение обесцвечивается, приобретает ярко желтую окраску и затем становится блеклым. При этом колосья, колосовые чешуи и ости сохраняют зеленый цвет. В конце вегетации пораженные листья засыхают и скручиваются. У видов пшеницы гены Ch_{1r} и Ch_{2r} , детерминирующие гибридный красный хлороз, представлены разными аллелями – $Ch_{1r}^{st-s,m}$ и $Ch_{2r}^{m,ms,w}$ (Sachs, 1953; Tsunewaki, 1970; Бабаджанян и Бекназарян, 1979).

Из всех типов гибридной депрессивности пшеницы белокрапчатый хлороз является самым слабым и обусловлен тремя комплементарными доминантными генами: Ch_{1ws} , Ch_{2ws} и Ch_{3ws} (Дарбинян, 1973, 1974; Бабаджанян и Бекназарян, 1973). При белокрапчатом хлорозе поражение охватывает одновременно стебель, листья, чешуйки и ости колосков. Этим он отличается от других типов гибридной депрессии (красный хлороз и некроз), при которых поражаются только листья. Все растение полностью покрывается мелкими белыми точками. В процессе дальнейшего развития точки сливаются, образуя белые черточки. Растение обесцвечивается, приобретает светло-зеленоватый оттенок, но летального эффекта не наблюдается.

* описание гибридной карликовости дается в главе IV.

1.3.2. Селекционное значение проблемы гибридной депрессивности и пути ее преодоления.

С целью генетического обогащения гибридной популяции и получения широкого спектра изменчивости селекционеры часто применяют методы отдаленной эколого-географической, межвидовой и межродовой гибридизации. При этом они нередко сталкиваются с явлением гибридной депрессивности, которая становится серьезной помехой в осуществлении селекционных программ (Edmeades et al., 2004; Foulkes et al., 2007; Fischer, 2011). Исследователи генов летальности рода *Triticum L.*, обсуждая вопросы селекционного и генетического значения проблемы, обратили внимание на три фундаментальных явления – это широкая распространенность (33-96%) генов, при определенном сочетании приводящих к нарушению регуляторных механизмов жизнедеятельности; многообразие типов летальности и множественность аллелей генов, детерминирующих это явление; широкий полиморфизм генов гибридной депрессивности некоторых видов в различных экологогеографических зонах. Расхождение членов комплементарных систем генов по отдельным видам и эколого-географическим зонам имеет существенное эволюционное и селекционное значение (Zeven, 1970; Бекназарян, 1975; Pukhalskiy et al., 2000).

В селекционном аспекте важное значение имеет также сцепленность генов депрессивности не только между собой, но и с генами, контролирующими иммунитет и такие хозяйственно-ценные признаки как крупнозерность, масса зерен, устойчивости к ржавчине и конкурентоспособность (Zeven, 1981; Петросян и Саркисян, 1985; Рункина, 1991; Пухальский и др., 2002).

Картина сцепленности генов гибридной депрессивности и хозяйственно-ценных признаков схематически представлена на рисунке 1.

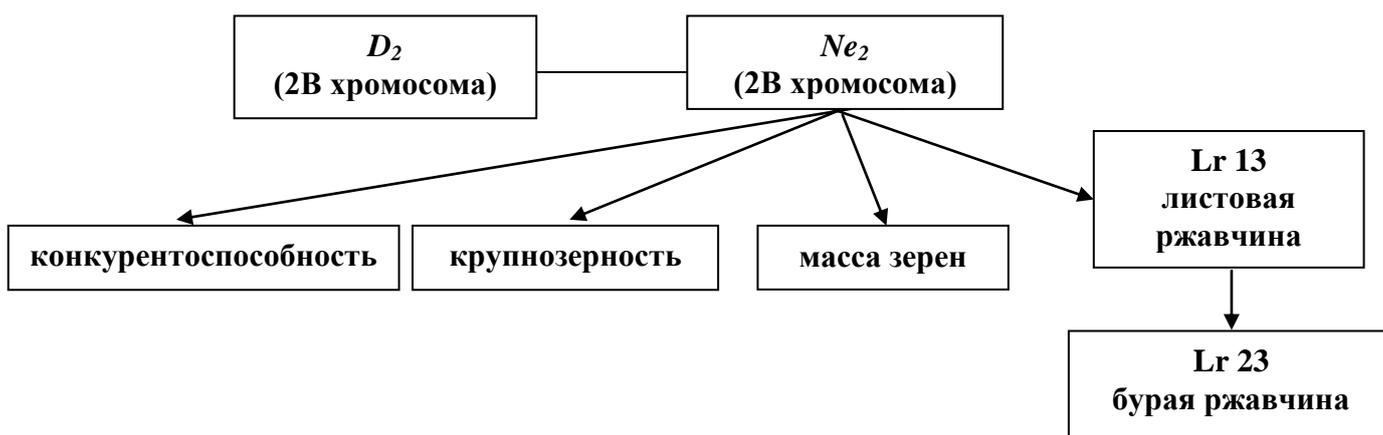


Рис. 1. Схема сцепленности генов гибридной депрессивности и хозяйственно-ценных признаков.

Значимость проблемы гибридной депрессивности повышается и в связи с современной селекцией высокобелковых и устойчивых к болезням форм пшеницы.

Одновременное содержание в одном генотипе нескольких доминантных генов приводит к совместному проявлению типов депрессивности. Существенное значение имеет экспрессия аллелей генов, детерминирующих в отдельности каждый тип летальности, что определяет исход гибридного поколения вплоть до гибели растений (Hermsen, 1966; Саркисян и Петросян, 1976).

Особое значение получает изучение экспрессии генов депрессивности в связи с проявлением гетерозиса, разумеется за исключением случаев существенного снижения жизнеспособности при взаимодействии генов депрессивности (Hermsen, 1963; Лубнин, 1975; Саакян и Хачатрян, 1975; Пухальский и др., 2002).

Широкое распространение естественных отрицательных мутаций в роде *Triticum L.*, их комплементарный характер, дивергенция членов комплементарных систем депрессивности, концентрация по эколого-географическим зонам, биотипу и по видам приводят к частому появлению депрессивных гибридных растений. Это создает серьезные трудности, усложняя и удлиняя процесс селекции. При этом возникает необходимость поиска возможных путей преодоления гибридной депрессивности. Более доступным методом получения здорового гибридного поколения является использование естественной гетерогенности сортов по доминантным генам депрессивности и использование тех гибридов, которые проявляют слабый уровень депрессивности в F₁. С этой целью были использованы стимуляторы роста: индолил-уксусная кислота несколько улучшила состояние дегенерирующих листьев гибридов, однако полученный эффект оказался кратковременным. В тоже время гибберелловая кислота и кинетин оказались неэффективными (Prakash et al., 1978; Tikhenko et al., 2014). Другим вероятным путем преодоления гибридной депрессивности считается создание благоприятных условий возделывания (Hermsen, 1963). Исследования по преодолению гибридной депрессивности типа dwarfness за счет создания благоприятных условий проводились нами в Араратской равнине РА. В случае гибридного карлика Dwarf I (летальная форма) - наблюдалось увеличение вегетативной массы, но тип депрессивности не менялся. Полулетальная форма Dwarf II также претерпела определенные изменения, хотя тип гибридной карликовости сохранился.

1.4. Значение получения новых сортов озимой мягкой пшеницы для сельского хозяйства Армении.

Стремительно меняющиеся критерии сельскохозяйственного производства и нестабильность природно-климатических условий сокращают сроки эффективного использования селекционных сортов пшениц, что требует постоянного и непрерывного обновления сортового состава (Гончаров, 2012).

Обзор литературы включает подробный анализ опубликованных данных по следующим вопросам: земледелие в доисторической Армении; природно-климатические условия и

сельскохозяйственные зоны Армении; гибридная депрессивность пшеницы (история вопроса); генетический механизм возникновения гибридной депрессивности; селекционное значение проблемы гибридной депрессивности; значение получения новых сортов озимой мягкой пшеницы для сельского хозяйства Армении, а также обоснование необходимости исследований.

ГЛАВА II

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводились с 2006-2013 гг. на Эчмиадзинской базе Научного центра земледелия МСХ РА, которая находится в Араратской зоне республики. Изучаемая коллекция содержала 56 образцов армянских гексаплоидных пшениц *T.aestivum* (50), *T.compactum* (6). Ранее нами изучалась также коллекция тетраплоидных пшениц, произрастающих на территории Армении: *T.araraticum* Jakubz. – 25, *T.dicoccum* (Schrank) Schuebl. – 4, *T.durum* Desf. – 2, *T.persicum* Vav. ex Zhuk. (syn. *T. carthlicum* Nevsky) – 13. В общей сложности, по генам гибридной депрессивности четырех типов изучено 100 образцов различных видов пшениц Армении.

Семена получены из ВИР им. Н.И. Вавилова, отдела селекции Арм. НИИЗ и из лаборатории генофонда растений ГАУА.

С целью выявления генов гибридной депрессивности в качестве тестеров были использованы следующие сорта мягкой пшеницы: Лютесценс 1163 (Ne_1^s , Ch_{2r}), Степная 135 (Ne_2^s , Ch_{2r}), Frisco (D_1-D_3 , Ch_{2r}), Amby (D_2-D_3 , Ch_{2r}), Ю-Цзы-май ($Ch_{1ws} - Ch_{3ws}$, Ch_{2r}).

Гибриды F_1 получены методом искусственного опыления. Для определения генов гибридной летальности четырех типов нами было получено более 100 гибридных комбинаций.

Сила аллелей генов депрессивности в полевых условиях определялась по шкале Hermesen-a (1963), учитывая сроки наступления фенокритической и летальной эффективной фазы.

Изучение числа устьиц на единицу площади, их длины и площади эпидермальных клеток выполнено по Полаччи. Метод основан на получении тонкой прозрачной пленки с отпечатками устьиц (Третьяков, 1990).

Интенсивность фотосинтеза определяли методом мокрого сжигания по Аликову. Определение общей и рабочей адсорбирующей поверхности корневой системы проводилось методом Сабинина и Колосова. В качестве поглощающего вещества, которое можно легко определить колориметрически, использовался раствор метиленовой синей (Третьяков, 1990).

Оценка активности каталазы основана на учете распада перекиси с последующим титрованием перманганатом калия (Плешков, 1968).

Определение активности хлорофиллазы проводилось выделением и количественным определением протохлорофилла с использованием полярных и неполярных растворителей (Гавриленко и др., 1975).

Для выведения новых сортов изучалась мировая коллекция озимой мягкой пшеницы из ICARDA, CIMMYT и ВИР в условиях орошаемого земледелия Араратской равнины республики. В селекционных работах руководствовались методами гибридизации, а также методом индивидуального отбора (Гулян и Петросян, 1999 (на арм.)).

При расчете экономической эффективности основывались на нормативах и принятых в республике методах, разработанных на кафедре агробизнеса и управления ГАУА, а также научно-исследовательского института экономики МСХ Армении.

Организация первичного семеноводства элитных семян новых сортов, проводилась по специальной методике (Епремян и др., 1998).

Полученные нами данные обрабатывались с применением пакета IBM SPSS Statistics 19. Результаты полевых испытаний подвергались статистической обработке по Доспехову (1985).

ГЛАВА III

ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И ЛОКАЛИЗАЦИИ ГЕНОВ ГИБРИДНОЙ ДЕПРЕССИВНОСТИ В ПШЕНИЦАХ ЮЖНОГО КАВКАЗА

3.1. Гены гибридной депрессивности эндемичных и селекционных сортов пшениц Армении.

Переднеазиатский очаг происхождения культурных растений (Малая Азия, Закавказье, Иран, Горный Туркменистан), в частности Армения, считается одной из интереснейших территорий, где особенно велико разнообразие пшениц по числу ботанических видов и разновидностей (Вавилов, 1987). Известно, что Переднеазиатский генцентр по иммунологической характеристике резко отличается от других наличием большого числа устойчивых и слабо поражаемых форм. Это, видимо, связано с присутствием в генцентре ряда иммунных примитивных форм (Вавилов, 1962; Григорьева, 1976). Стародавние сорта пшениц, произрастающие на территории Армении и хорошо приспособленные к ее сложным и разнообразным почвенно-климатическим условиям, являются естественными донорами таких важных хозяйственно ценных признаков, как невосприимчивость к болезням, высокобелковость, засухоустойчивость, и поэтому представляют ценный исходный материал для селекции. Изучение местных сортов важно также для геногеографических исследований, так как позволяет не только получить представление об основных характеристиках аборигенного материала, но и восстановить его филогенетические связи. Местные сорта имеют исключительное значение и для селекции (Гончаров, 2012). Различные почвенно-климатические условия Армении

обусловили многообразие эндемичных и селекционных сортов пшениц. Армянские стародавние и селекционные сорта, полученные методами индивидуального и массового отбора, а также гибридизации, отягощены различными генами гибридной депрессивности (табл. 2).

Таблица 2.

Распространение генов гибридной депрессивности в пшеницах Армении*

Образец	Типы гибридной депрессивности														
	Некроз			Карликовость						Хлорозы					
	Ne ₁ ne ₂	ne ₁ Ne ₂	ne ₁ ne ₂	D ₁ d ₂ d ₃	белокрапчатый			красный							
Ch _{1ws} ch _{2ws} Ch _{3ws}										ch _{1ws} Ch _{2ws} ch _{3ws}	ch _{1ws} ch _{2ws} ch _{3ws}	Ch _{1r} ch _{2r}	ch _{1r} Ch _{2r}	ch _{1r} ch _{2r}	
А Р М Е Н И Я															
Диплоиды	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
Тетраплоиды	9	-	11	-	-	2	1	-	11	-	-	14	-	-	13
Гексаплоиды	70	7	47	5	-	8	2	-	7	-	3	21	-	123	1
Всего	79	7	58	5	-	10	3	-	18	-	3	35	1	123	14

* Обобщены результаты работы и данные литературы.

В пшеницах Армении, в зависимости от биотипа, наблюдается отклонение от общей закономерности локализации генов некроза. Местные пшеницы отличаются концентрацией слабых и умеренных доминантных аллелей гена *Ne₁* у озимых форм, что характерно для яровых из других регионов, ограниченной распространенностью генов *Ne₂*, *Ch_{2ws}* и наличием гена *Ch_{1r}* у диплоидных пшениц. Агробиологическая характеристика местных популяционных и селекционных сортов, изучение их генетической структуры по генам гибридной депрессивности, а также информация о концентрации слабых и умеренных аллелей и естественной гетерогенности сортов обеспечивают более эффективную организацию селекционного процесса в определенных условиях республики с использованием местного генофонда пшеницы.

3.2. Сравнительное изучение генов гибридной депрессивности в пшеницах Южного Кавказа.

В эволюции культурной пшеницы важен факт наличия всех генов некроза в Южном Кавказе и сопредельных с ним регионах. Выяснение географии генов некроза может являться одним из доказательств путей распространения культуры пшеницы из первичных центров формообразования по земному шару (Дорофеев и Мережко, 1969). Эта концепция относится и к другим генам гибридной депрессивности, широко распространенным у современных видов пшеницы.

Многообразие природно-климатических условий Южного Кавказа оказало серьезное влияние на возникновение, распространение и концентрацию отрицательных доминантных мутаций у различных видов пшениц в этом регионе. Сравнительное изучение локализации генов депрессивности у южнокавказских пшениц выявило некоторые особенности их распространения. Южный Кавказ является одним из регионов мира, где наблюдается высокая концентрация естественных отрицательных мутаций (68,8%) различных типов. Максимальное накопление генов депрессивности наблюдается в пшеницах Грузии, а в Армении и Азербайджане они встречаются реже (табл. 3). Виды *T.araraticum* и *T.militinae* свободны от доминантных генов гибридной депрессивности. Пшеницы Южного Кавказа по частоте встречаемости генов депрессивности подчиняются общим закономерностям, однако имеются определенные различия в частоте встречаемости, силе аллелей и отсутствии отдельных генов.

В пшеницах этого региона не выявлены ген D_3 , сочетание генов D_1-D_3 и $Ch_{1ws}-Ch_{3ws}$. Кроме указанных генов, в пшеницах Азербайджана отсутствуют также ген белокрапчатого хлороза Ch_{2ws} и источники гена Ch_{1r} гибридного красного хлороза. У видов пшениц разной ploidy, произрастающих на территории Южного Кавказа, ген Ch_{1r} обнаружен на диплоидном (Армения) и гексаплоидном (Грузия) уровнях, а в мировой коллекции пшениц он выявлен у тетраплоидов. Виды тетраплоидных пшениц отличаются отсутствием гена Ch_{1r} .

Таблица 3.

**Распространение генов гибридной депрессивности
в пшеницах Южного Кавказа
(Сводная таблица)**

СТРАНА	КОЛИЧЕСТВО ИЗУЧЕННЫХ ОБРАЗЦОВ		
	Всего	Из них	
		факторные	бесфакторные
Армения	355	231	124
%	100	65,1	34,9
Грузия	290	221	69
%	100	76,2	23,8
Азербайджан	150	95	55
%	100	63,3	36,7
Всего изучено	795	547	248
%	100	68,8	31,2

Страны Южного Кавказа существенно различаются по локализации генов гибридного некроза, в частности по содержанию гена Ne_2 . Особенностью распространения генов гибридного некроза является превалирование гена Ne_1 в пшеницах Армении, Азербайджана и наличие у

гексаплоидных пшениц небольшого количества сортов с геном Ne_2 . В отличие от них, в гексаплоидных пшеницах Грузии гены Ne_1 и Ne_2 встречаются почти с одинаковой частотой.

У гексаплоидных пшениц Закавказья гены Ne_1 и D_1 встречаются примерно в два раза чаще, чем в мировой коллекции пшениц. У закавказских видов рода *Triticum* наименьшее распространение имеют гены Ch_{2ws} (10,3%) белокрапчатого и Ch_{1r} (5,6%) гибридного красного хлороза. Подтверждается факт небольшой распространенности и ограниченной видовой локализации гена Ch_{2ws} : *T.aestivum*, *T.macha*, *T.durum*. Возможно, изучение более обширной коллекции закавказских пшениц изменит картину распределения генов депрессивности в этом регионе.

Сравнительное изучение мировой и закавказской коллекций пшениц по содержанию генов гибридной депрессивности выявило характер их распространения, зависящий от географического расположения и природно-климатических условий Закавказья. На территории Закавказья некоторые гены депрессивности отсутствуют. По имеющимся данным, закавказские гексаплоидные пшеницы отличаются высокой концентрацией генов Ne_1 (47,0%) и D_1 (34,8%) и наличием гена Ch_{1r} (*T.macha*), который в мировой коллекции пшениц у других гексаплоидных видов не обнаружен. Гены Ne_2 (17,3%), Ch_{2ws} (18,2%) и D_2-D_3 (9,1%) в закавказских пшеницах встречаются с меньшей частотой, чем в мировой коллекции пшениц. На тетраплоидном уровне пшеницы Закавказья отличаются минимальным содержанием гена Ch_{2ws} (2,9%) и отсутствием гена Ch_{1r} гибридного красного хлороза. Ген Ne_1 в обеих коллекциях встречается с высокой частотой (73,8% и 70,1% соответственно).

Исследования вопросов возникновения каждого типа отрицательных спонтанных доминантных мутаций, их географической распространенности, видовой и биотипической локализации дают определенное представление о филогенетических связях рода *Triticum L.* Гены депрессивности, обнаруженные у современных видов пшениц, выявлены также у представителей рода *Aegilops L.* (D_1 , Ch_{2r}) и у диплоидных форм пшениц (Ne_1 , Ne_2 , Ch_{1r}), которые в разные периоды эволюции участвовали в формообразовательных процессах. При этом в зависимости от силы аллелей сочетающихся форм получение летальных или угнетенных растений неизбежно. Явление гибридной депрессивности рассматривалось как генетический изолирующий механизм между видами в случае сочетания сильных аллелей этих генов. Сочетание слабых и умеренных аллелей генов депрессивности не могло серьезно повлиять на формообразовательные процессы и стать генетическим барьером между видами. Изоляции видов может препятствовать также естественная гетерогенность изначальных популяций по генам депрессивности и возникновение в природе репродуктивных гибридных сочетаний с участием различных форм, свободных от доминантных генов депрессивности.

ГЛАВА IV

ВЛИЯНИЕ КОМПЛЕМЕНТАЦИИ ГЕНОВ ГИБРИДНОЙ КАРЛИКОВОСТИ НА ОНТОГЕНЕЗ ГИБРИДНОЙ ПШЕНИЦЫ И ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ ЕЕ МОДИФИКАЦИИ

4.1. Гибридный карлик *Dwarf I* – летальная форма.

Карликовые гибриды возникают при скрещивании нормальных растений в первом или во втором поколении. Оплодотворение и образование семян происходит нормально. В различных фазах развития, в зависимости от генотипа исходных форм гибридная карликовость проявляется в трех формах: *Dwarf I* – летальная форма, *Dwarf II* – полuletальная и *Dwarf III* – жизнеспособная (Hermsen, 1967). Явление гибридной карликовости детерминировано тремя доминантными генами, которые имеют множественные аллели: $D_1 - m, ms, wm, w$; $D_2 - s, m, ms, w, wt$ (Hermsen, 1967; Бабаджанян и Саркисян, 1972; Бабаджанян, 1974; Бабаджанян и др., 1982).

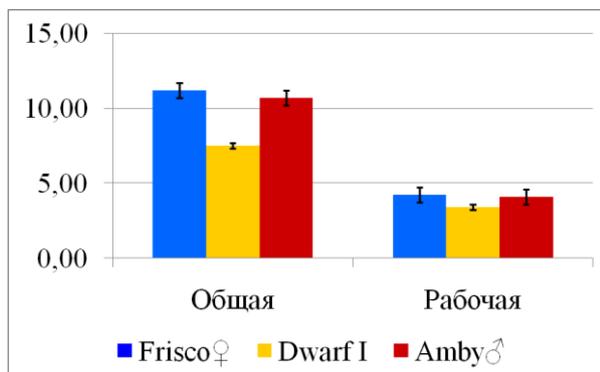
Гибридная карликовость (hybrid dwarfness), в отличие от других типов депрессивности, характеризуется интенсивным синтезом и накоплением неактивных молекул хлорофилла в условиях низкого уровня жизнедеятельности гибридов.

Dwarf I – летальная, наиболее сильная форма dwarfness. Симптомы карликовости проявляются в фазе 1-2 листьев. В онтогенезе развивается растение с жесткими, темно зелеными утолщенными листьями с замедленным темпом развития. Образуется большое количество боковых побегов, растения приобретают хохлокообразный вид и погибают, а в некоторых случаях погибают на стадии 2-3 листьев (Hermsen, 1967). Взаимодействие генов гибридной карликовости оказывает многостороннее влияние на особенности онтогенетического развития гибридного поколения. Выявленные нами различия гибрида *Dwarf I* от родительских форм проявляются по: морфологическим и анатомическим показателям листа - длина листьев меньше в 2,3-2,4 раза, площадь листьев - в 6,2 раз. При сильном уменьшении длины и площади листьев меняется также и анатомическое строение листа. У листьев карликового гибрида *Dwarf I* число устьиц (суммарно на верхней и нижней поверхности листьев) сокращается в 2,3-2,4 раза, а площадь клеток эпидермиса соответственно увеличивается в 2,8-3,1 раз. Комплементация генов гибридной карликовости (D_1, D_2, D_3) приводит к изменениям морфоструктурной организации мезофилла листа.

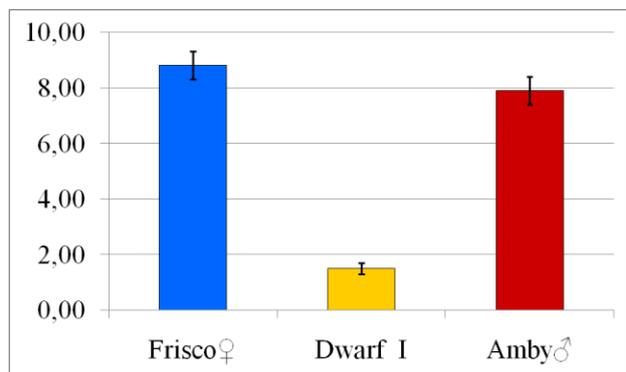
У гибрида *Dwarf I* (летальная форма) наряду с депрессией надземных частей нами выявлены и значительные изменения и в корневой системе. Депрессия у гибрида *Dwarf I* проявляется также в параметрах корневой системы (рис. 2). Уменьшение общей поглотительной поверхности корней у *Dwarf I* гибрида компенсируется увеличением процента рабочей поглотительной поверхности (46,2%) от общей. При этом морфо-структурные изменения поглотительной поверхности корней направлены на обеспечение жизнедеятельности, растение

мобилизует все свои резервы, однако генетически обусловленная депрессия приводит к летальному исходу, и оно не достигает фазы репродуктивного развития.

Адсорбирующая поверхность, дм^2



Объем корней, см^3



% рабочей поглотительной поверхности от общей

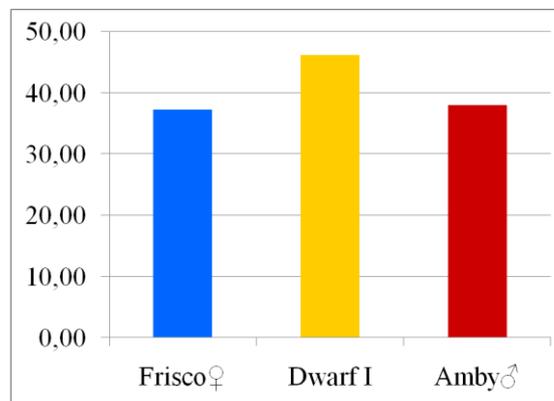


Рис. 2. Параметры корневой системы гибрида Dwarf I и его родительских форм.

Различия между гибридом и родительскими формами достоверны ($p < 0,01$)

Известно, что при сокращении расстояния между корнями и листьями усиливается обмен между ними. У гибрида Dwarf I показано сближение корня и листьев, отсутствие стебля и формирования розеточных листьев. Очевидно, это является одной из причин усиленного синтеза хлорофилла, который достигает максимума в фазе стеблевания. В то же время, высокое содержание хлорофилла не обеспечивает нормальную жизнедеятельность гибридного организма. Происходит интенсивный синтез и большое накопление молекул хлорофилла с низкой функциональной активностью, что подтверждается полученными нами результатами оценки ассимиляционной деятельности листьев. Выявлено, что эффективность использования хлорофилла в фотосинтезе у гибрида ниже в 5,4 и 5,2 раза по сравнению с родительскими формами и, несмотря на то, что по содержанию хлорофилла гибрид превосходит родительские формы примерно в 2 раза, по интенсивности фотосинтеза он уступает им в 2,7 и 2,6 раза (рис. 3).

Интенсивность фотосинтеза, мг/дм²/час

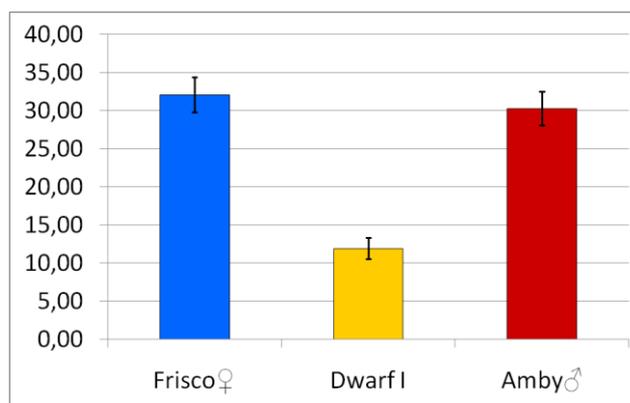


Рис. 3. Интенсивность фотосинтеза в листьях гибрида Dwarf I и его родительских форм
Различия между гибридом и родительскими формами достоверны ($p < 0,01$)

У гибридного карлика Dwarf I онтогенез завершается в фазе кущения. Вегетация при этом сокращается за счет выпадения последующих фаз. Таким образом, морфологические нарушения сопровождаются функциональными. У гибридных растений отсутствие генеративных органов сопровождается снижением (в 2,5-2,7 раза) активности фотосинтеза: отсутствие колосьев у Dwarf I нарушает донорно-акцепторные отношения между листьями (поставщики ассимилятов) и генеративными органами (потребители). Ранее было показано, что при гибридной карликовости накопленные ассимиляты подавляют интенсивность фотосинтеза (Мокроносков и Гавриленко, 1992). Происходит перенасыщение листьев ассимилятами, в результате чего интенсивность фотосинтеза снижается (Fischer, 2011).

Корне-листовая функциональная связь регулируется метаболическими процессами, в которых активное участие принимают гемсодержащие ферменты. Депрессия проявляется коррелятивно в надземных и подземных органах, с изменением уровня активности каталазы в листьях и корнях. У карликовых генотипов особенно важное значение имеют процессы формирования корневой системы, и в частности, глубина проникновения корней (Manschadi et al., 2006; Palta and Watt, 2009; Wasson et al., 2012). Эти процессы взаимосвязаны, в частности, от активности каталазы, поступающей из корней с пасокой в листья, зависит и синтез хлорофилла (Казарян, 1990; Morgan et al., 1990). Нами показано, что в период, соответствующий фазе трубкования родительских форм, у гибрида Dwarf I активность каталазы в листьях повышается на 26,5 и 22,5%, а в корнях снижается на 9,9 и 11,6% по сравнению с родительскими формами (рис. 4).

Активность каталазы, мг/г сырого веса

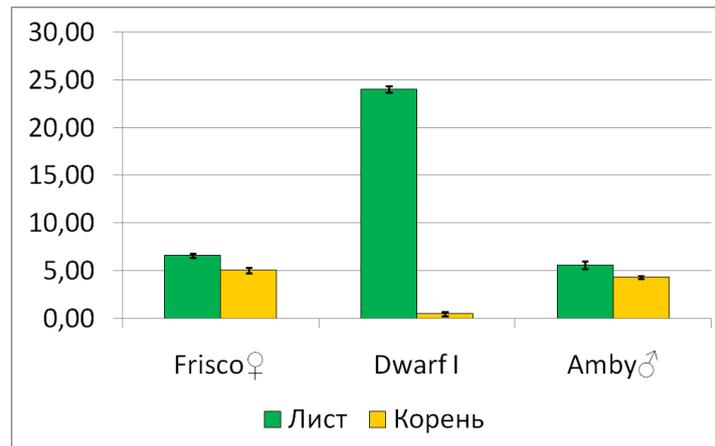


Рис. 4. Активность каталазы в листьях и корнях гибрида Dwarf I и его родительских форм. Различия между гибридом и родительскими формами в листьях и корнях достоверны ($p < 0,01$)

При этом, из-за низкого уровня каталазной активности в корнях у гибрида, в отличие от родительских форм, синтез хлорофилла протекает очень медленно, что выражается также и в отставании от нормального темпа развития.

Таким образом, взаимодействие доминантных генов карликовости приводит не только к депрессии морфологических признаков, но и к глубоким изменениям регуляторных механизмов жизнедеятельности гибридного организма. Снижается мощность и общая поглотительная поверхность корней, что частично компенсируется увеличением доли их рабочей поверхности (от общей). В листьях и корнях нарушается каталазная активность, происходит интенсивный синтез и накопление молекул хлорофилла с пониженной функциональной активностью и резко снижается интенсивность фотосинтеза. В результате этих изменений, начиная с фазы трубкования родительских форм, происходят значительные отклонения нормального хода онтогенетического развития за счет выпадения последующих фаз, приводящие к преждевременной гибели гибридного растения.

4.2. Гибридный карлик Dwarf II – полулетальная форма. Несмотря на замедленный ход развития, гибридный карлик (тип Dwarf II), завершает онтогенез, отставая от родительских форм по уровню развития и морфологическим показателям. Морфологические различия гибрида и его родительских форм представлены в таблице 4.

Таблица 4.

Морфологические показатели гибрида Dwarf II и его родительских форм

N	Образец	Высота растений, см	Продуктивная кустистость, шт/раст.	Длина главного колоса, см	Число в колосе	
					колосков	зерен
1	Amby ♀	104,9±1,55	4,2 ±0,25	9,1±0,32	19,2±1,1	37,0±1,2
2	Dwarf II (Amby x Дельфи) F ₁	28,7±1,07	5,6±0,43	8,1±0,29	11,2±1,3	5,4±1,8
3	Дельфи ♂	124,5±1,62	4,4±0,16	10,9±0,24	21,9±1,14	40,1±0,93

Из полученных данных следует, что гибрид Dwarf II по всем изученным морфологическим показателям (высота растения, длина колоса и число колосков в колосе), кроме продуктивной кустистости, уступает родительским формам.

Выявленные нами изменения морфологии гибрида Dwarf II и родительских форм были дополнены результатами сравнительного изучения корневой мощности и физиологической активности. Показано, что депрессия отмечается как по объему (1,5-1,7 раз), так и по общей поглотительной поверхности (в 1,1 раза), будучи компенсированной увеличением доли рабочей поглотительной поверхности от общей (на 45,4%).

Для поддержания жизнедеятельности, накопления органической массы и создания базы для генеративного развития полулетающей формы гибрид Dwarf II с начала онтогенеза синтезирует и накапливает большое количество хлорофилла, превышающее уровень родительских форм в 1,6-1,8 раза. У Dwarf II фотосинтез протекает интенсивнее (1,3-1,4 раза), чем у родительских форм, в то время как эффективность использования молекул хлорофилла более низкая. Однако, близкое расстояние полярно расположенных ассимилирующих систем – корней и листьев, высокий уровень содержания хлорофилла у гибрида не гарантируют нормальную жизнедеятельность. Возможно, генетический аппарат хлоропластов не обеспечивает реализацию функциональных свойств фотосинтетических пигментов в результате низкого уровня активности хлорофилла (рис. 5).

Из полученных данных следует, что каталазная активность в листьях гибрида Dwarf II превосходит родительские формы в 1,9 и 1,7 раза, а при ее сравнении в корнях наблюдаемые различия между гибридом и родительскими формами не существенны. При этом, нами показано, что активность хлорофиллазы в листьях пшеницы положительно коррелирует с активностью каталазы в корневой системе. Известно, что каталаза в корневой системе, а в надземной части хлорофиллаза, количественно взаимосвязаны и дополняют друг друга (Рубин, 1963).

Активность каталазы, мг/г сырого веса

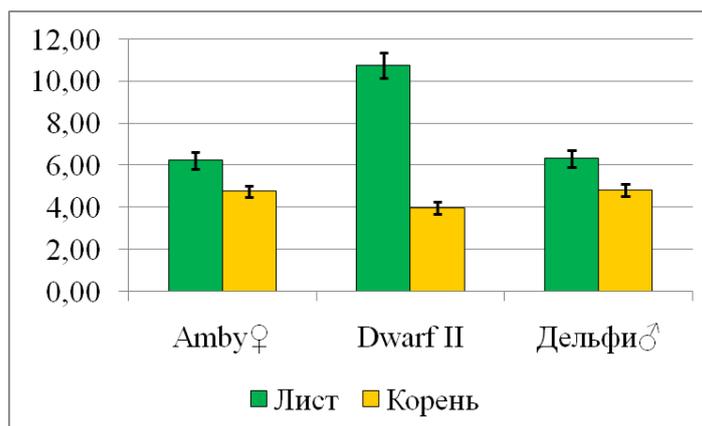


Рис. 5. Активность каталазы в листьях и корнях гибрида Dwarf II и его родительских форм. Различия активности каталазы между гибридом и родительскими формами в листьях достоверны ($p < 0,05$), а в корнях не достоверны ($p > 0,05$).

Изучение активности хлорофиллазы в листьях гибрида Dwarf II и его родительских форм в фазе колошения показало, что у всех образцов наблюдается синтетическая активность хлорофиллазы и увеличение содержания хлорофилла у гибрида Dwarf II (рис. 6).

Наши данные согласуются с результатами Bishop и Bugbee (1998), выявившими, что интенсивность фотосинтеза и содержание хлорофилла выше в карликовых гибридах пшеницы, по сравнению с полукарликовыми формами. Ранее Morgan et al. (1990) показали, что у полукарликовых форм происходит уменьшение размеров клеток в листьях и, соответственно, увеличение концентрации фотосинтезирующего аппарата, что приводит к увеличению интенсивности фотосинтеза на единицу площади листа.

% содержания хлорофиллазы

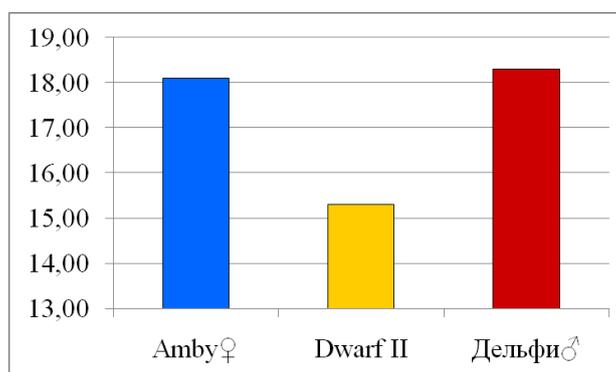


Рис. 6. Активность хлорофиллазы в листьях гибрида Dwarf II и его родительских форм. Различия активности между гибридом и родительскими формами достоверны ($p < 0,05$)

В то же время, у гибрида Dwarf II наблюдаются разнонаправленные компенсационные физиологические механизмы. Происходит снижение корневой мощности и физиологической активности за счет увеличения рабочей поглотительной поверхности от общей. Однако, даже суммарный эффект выявленных нами близко расположенных систем ассимиляции, низкого уровня ингибиторов процессов роста и высокого содержания хлорофилла, не обеспечивают нормальной жизнедеятельности гибрида.

Таким образом, выявлено, что гибрид Dwarf II, как и родительские формы, полностью проходит все фазы онтогенеза, за счет чего отклонения в физиологических процессах протекают плавно, а не резко, как у Dwarf I. Нами показано, что в жизнедеятельности гибридного организма важное значение имеет метаболизм корневой системы, и в особенности, каталазная активность, в то время как хлорофиллазная активность обеспечивает высокий уровень зеленых пигментов.

4.3. Возможные пути преодоления гибридной карликовости. Высокая частота появления депрессивных гибридных растений усложняет и растягивает процесс селекции пшеницы создавая серьезные трудности при создании новых сортов. Это вызывает необходимость поиска возможных путей преодоления или снижения уровня гибридной депрессии.

Гибридную депрессивность пшеницы особенно трудно преодолеть в случаях сочетания сильных аллелей. Один из возможных путей - применение индуцированного мутагенеза с целью ослабления эффекта действия генов гибридной депрессивности (Бороевич, 1984; Tikhenko, 2015). Нами с целью преодоления гибридной депрессивности γ -облучению подвергались сорта мягкой пшеницы Frisco и Amby. Выявлено, что процент клеток с хромосомными абберрациями (ХА) коррелировал с дозой облучения. Повышение процента клеток с ХА наблюдалось уже при самой низкой дозе облучения (50 Гр), а при дозе 200 Гр их частота увеличивалась примерно в 7 раз.

В результате облучения материнских форм не наблюдалось не только смещения типа депрессивности, но и ослабления эффекта взаимодействия генов гибридной карликовости.

ГЛАВА V

ВЫВЕДЕНИЕ НОВЫХ СОРТОВ ОЗИМОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ

5.1. Селекция новых сортов.

В связи с разнообразием почвенно-климатических условий Армении целесообразно выведение и выращивание сортов пшеницы, оптимальных для каждой зоны возделывания. Соответствующие сорта должны быть зимостойкими и засухоустойчивыми. В наших работах при организации первичного семеноводства и получения элитных семян новых сортов пшениц использовалась ускоренная методика с целью повышения эффективности использования и

минимизации временных, материальных и человеческих ресурсов. Согласно Longin et al. (2014) "... долгосрочный успех селекционных программ зависит от целого ряда параметров".

В период с 2006-2011 гг. в Научном центре земледелия МСХ РА на основе мировой коллекции озимой пшеницы с нашим участием выведены пять сортов озимых пшениц – Сюник, Котайк, Двин, Армик, Кристине. В качестве стандарта брался районированный в республике сорт - Наири 68. Известно, что при оценке сорта важнейшим показателем является его урожайность (табл. 5).

Таблица 5.

Урожай и качество полученных сортов при конкурсном сортоиспытании (2009-2010)

№	Сорт	Урожай, ц/га	Прибавка урожая, ц/га	Вес 1000 зерен, г	Клейковина, %	Стекловидность, %	Натурный вес, г/л	Сырой протеин, %
1	Наири 68 (стандарт)	55,5	-	49,5	28,9	80,0	798,5	12,1
2	Сюник	68,4	12,9	50,2	31,7	82,0	814,0	12,3
3	Котайк	72,5	17,0	53,5	37,4	84,5	757,5	15,9
4	Двин	67,6	12,1	55,5	36,0	86,5	817,5	15,0
5	Армик	69,4	13,9	55,3	32,5	85,5	804,5	12,5
6	Кристине	74,7	19,2	54,3	32,6	86,0	780,5	14,0
7	НСР _{0,5}	9,7	-	5,1	-	-	-	-

Для полной оценки посевных и урожайных качеств сорта важным параметром является натуральный вес семян, который обратно пропорционален их размеру. Для сортов Котайк, Кристине, Армик и Двин вес 1000 семян составил 53,5 г, 54,3 г, 55,3 г и 55,5 г, и естественный вес 757,5 г/л, 780,5 г/л, 804,5 г/л и 817,5 г/л, соответственно. Для сортов Наири 68 (стандарт) и Сюник вес 1000 семян по сравнению с другими сортами снизился (49,5 г и 50,2 г), и естественный вес для тех же сортов был равен 798,5 г/л и 814,0 г/л, соответственно.

Количество и качество белка в зерне пшеницы вместе с его физическими и химическими свойствами, не только улучшают качество хлеба, но также представляют собой важные характеристики хлебопекарной силы муки. Особенно ценными являются сорта, которые характеризуются не только повышенным содержанием клейковины, но и высоким качеством зерна (прочность, эластичность) (Nurbekov *et al.*, 2006; Longin *et al.*, 2012).

Благодаря высокому содержанию клейковины и сырого протеина новые разновидности принадлежат к группе сильных сортов. По сравнению с Наири 68, который считается сортом твердой пшеницы (клейковина 28,9 %), содержание клейковины в новых сортах было увеличено до 31,7-37,4%. Сорта Котайк и Двин в питомнике оказались лучшими по содержанию клейковины (37,4% и 36,0%) и сырого протеина (15,9% и 15,0%, соответственно).

По итогам проведенных исследований, а также в результате конкурсного и производственного испытания полученные сорта были признаны лучшими и районированы в 2014 году.

5.2. Семеноводство полученных сортов.

С развитием научно-технического прогресса непрерывно совершенствуются технологии возделывания озимой пшеницы, что открывает возможности для полной реализации потенциала урожайности. Результаты наших исследований показывают, что полученные сорта в питомнике первого года и в питомнике размножения сохраняют свои урожайные качества. Испытание сортов в питомниках показывает, что новые сорта превосходят стандарт Наири 68 по урожайности (табл. 6).

Прибавка урожая в питомнике испытания первого года составила 10,1-17,3 ц/га, а в питомнике размножения – 10,2-16,9 ц/га.

Таблица 6.

Урожайность новых сортов

Сорт	Питомник I года испытания			Питомник размножения		
	урожай, ц/га	прибавка урожая		урожай, ц/га	прибавка урожая	
		ц/га	%		ц/га	%
Наири 68 стандарт	57,8	-	-	56,8	-	-
Сюник	69,1	11,5	19,9	67,9	11,1	20,0
Котайк	73,9	16,3	28,2	73,0	16,3	28,1
Двин	67,8	10,1	17,5	67,4	10,2	17,5
Армик	70,5	12,9	18,7	68,6	12,9	12,2
Кристине	74,9	17,3	30,0	73,7	16,9	28,1
НСР _{0,5}	8,2	-	-	8,7	-	-

При размножении новых сортов важной задачей является сохранение качества семян, высокое содержание белка и клейковины (van Gastel *et al.*, 2002; Couviour *et al.*, 2011). Посевные качества семян характеризуются следующими показателями: сортовая чистота, энергия прорастания, лабораторная всхожесть, влажность, степень зараженности болезнями и вредителями (табл. 7, 8).

Таблица 7.

**Некоторые показатели качества новых сортов
(питомник I года испытания) (2010 год)**

Сорт	Физическая чистота, %	Энергия прорастания, %	Лабораторная всхожесть, %	Стекловидность, %	Клейковина, %	Сырой протеин, %	Натурный вес, г/л
Наири 68 стандарт	97,3	93,5	94,5	74,0	28,8	11,7	801,3
Сюник	98,8	96,5	98,0	77,0	31,8	12,5	805,6
Котайк	98,6	96,5	98,0	81,5	30,4	14,2	758,0
Двин	98,9	97,0	98,0	86,2	35,9	15,7	816,2
Армик	98,8	98,0	98,5	98,5	32,3	12,8	805,3
Кристине	98,9	98,0	99,0	85,5	32,7	14,3	781,0

Таблица 8.

**Некоторые показатели качества новых сортов
(питомник размножения) (2011 год)**

Сорт	Физическая чистота, %	Энергия прорастания, %	Лабораторная всхожесть, %	Стекловидность, %	Клейковина, %	Сырой протеин, %	Натурный вес, г/л
Наири 68 стандарт	98,0	94,5	95,5	72,0	29,1	11,8	801,7
Сюник	99,2	96,5	98,5	78,0	32,0	12,5	805,6
Котайк	98,7	96,0	98,0	82,0	31,0	14,2	758,6
Двин	98,5	97,0	98,0	86,0	35,6	16,1	815,7
Армик	99,2	97,5	99,0	79,5	32,2	12,5	805,5
Кристине	99,1	98,0	99,0	85,0	32,6	14,2	789,6

Физическая чистота новых сортов была выше по сравнению с сортом Наири 68 на 1,3-1,6% в питомнике I года испытания и на 0,5-1,2% в питомнике размножения. Энергия прорастания была выше на 3,0-4,5% и 1,5-3,5%, а лабораторная всхожесть - на 3,5-4,5% и 2,5-3,5%, соответственно.

Результаты исследований посевных показателей качества семян новых сортов показали, что растения, выращенные в питомнике I-го года испытания, сохраняют свои сортовые качества

в питомнике размножения не только за счет высокой всхожести и энергии прорастания семян, но и благодаря увеличению продуктивности колоса и натурального веса семян.

5.3. Экономическая эффективность возделывания полученных сортов.

Применение в сельском хозяйстве тех или иных мероприятий оказывается приемлемым только в тех случаях, когда они являются эффективными и рентабельными. Результаты наших исследований относительно экономической эффективности возделывания полученных сортов приводятся в таблице 9.

Выведенные сорта пшеницы характеризуются высокими показателями урожайности и качества. Анализ экономической эффективности результатов конкурсного испытания полученных сортов показал, что выведенные сорта озимой пшеницы Сюник, Котайк, Армик, Двин и Кристине являются перспективными и рекомендуются для внедрения в сельскохозяйственное производство республики. Перспективные результаты в плане производительности показаны для сортов Котайк и Кристине со средней урожайностью 72,5 и 74,7 ц/га за счет прибавки урожая на 17,0 и 19,2 ц/га, соответственно.

Таблица 9.

Экономическая эффективность конкурсного сортоиспытания сортов

озимой мягкой пшеницы

(среднее за 2006-2012 с расчетом на гектар тыс. драм)

Варианты опыта	Средний урожай	Прибавка урожая	Цена дополнительного урожая	Затраты для получения дополнительного урожая					Получен дополнительный доход	Рентабельность, %
				зарплата	стоимость эксплуатации механизмов	материальные затраты	другие затраты	общие затраты		
Наири 68 стандарт	55,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Сюник	68,4	12,9	283,8	16,1	31,3	14,8	3,1	65,3	218,5	334,6
Котайк	72,5	17,0	374,0	21,3	41,2	17,8	4,0	84,3	289,7	343,7
Двин	67,6	12,1	266,2	15,1	29,3	14,1	2,9	61,4	204,8	333,6
Армик	69,4	13,9	305,8	17,4	33,7	15,4	3,3	69,8	236,0	338,1
Кристине	74,7	19,2	422,4	24,0	46,6	19,4	4,5	94,5	327,9	347,0

Таким образом, выведенные нами сорта пшеницы характеризуются высокой продуктивностью и экономической эффективностью. Благодаря высокому содержанию клейковины и сырого протеина новые сорта принадлежат к группе сильных сортов. Определены

высокие посевные качества семян по показателям всхожести, прорастания и устойчивости к болезням и вредителям. По итогам проведенных исследований, а также в результате конкурсного и производственного сортоиспытания полученные сорта были признаны лучшими и районированы в 2014 году.

Использованная нами модифицированная схема первичного семеноводства является важным дополнением к традиционному способу производства семян пшеницы. Она позволяет сэкономить время, материальные и человеческие ресурсы. Представленная методика может быть рекомендована для широкого применения в семеноводстве для ряда сельскохозяйственных культур.

ВЫВОДЫ

Исследование эндемичных и селекционных сортов пшениц Армении для их широкого использования в селекции, выведение новых районированных сортов, а также оценка регуляторных механизмов жизнедеятельности полученных депрессивных гибридов позволяют сформулировать следующие выводы:

1. Выявлено, что Южный Кавказ как составная часть Переднеазиатского очага происхождения культурных растений отличается высокой концентрацией ряда естественных отрицательных мутаций различных типов. Спонтанное скрещивание диких пшениц и эгилопсов в ареалах совместного произрастания способствует фенотипическому проявлению отдельных естественных отрицательных мутаций у некоторых видов пшеницы и эгилопса с разными уровнями пloidности, что играет существенную роль в формообразовательных процессах и передаче этих мутаций современным видам рода *Triticum L.* В связи с этим, гибридную депрессивность необходимо рассматривать в качестве генетического изолирующего механизма между видами при сочетании сильных аллелей генов, контролирующих данное явление.
2. Обнаруженные закономерности видовой, биотипической и географической локализации генов карликовости, некроза, красного и белокрапчатого хлорозов послужат основой для использования определенных форм пшениц южнокавказского происхождения в селекционных программах.
3. Показано, что пшеницы южнокавказского происхождения по генезису и локализации генов гибридной депрессивности подчиняются общим закономерностям видовой, биотипической и географической локализации, сохраняя вместе с тем определенные ареальные различия по биотипу, частоте встречаемости, силе аллелей и отсутствию

фенотипического проявления ряда генов. Отмечено, что в пшеницах Армении ген *Ne1*, который свойственен яровым сортам, встречается в основном у озимых форм.

4. Установлено, что комплементация доминантных генов гибридной депрессивности оказывает неблагоприятное влияние на морфологические, анатомические, цитологические, физиологические и биохимические параметры гибридных пшениц, приводя к летальной или полулетальной форме гибридной карликовости:
 - у гибрида Dwarf I (летальная форма карликовости) генетически обусловленная депрессия предопределяет отклонения от нормального течения онтогенеза и преждевременную гибель растения;
 - γ -облучение различными дозами ингибирует морфологические параметры (энергию прорастания, всхожесть, длину проростков и высоту) растений;
 - увеличение дозы облучения приводит к повышению уровня цитогенетических нарушений без смещения исходного типа карликовости;
 - гибриды Dwarf II (полулетальная форма карликовости) характеризуются отклонениями в онтогенезе, однако они проходят все фазы индивидуального развития и достигают репродукции.
5. Новые сорта пшеницы (более продуктивные, высококачественные и сильные) выведены с учетом наличия или отсутствия у них генов гибридной депрессивности. Полученные сорта превосходят стандарт по урожайности, зимостойкости, короткостебельности, раннеспелости, что делает целесообразным их возделывание в различных агроэкологических зонах республики. Наилучшие результаты по показателям продуктивности (вес колоса и зерна, число колосков и зерен в колосе) имели сорта Армик и Кристине, а по содержанию клейковины и сырого протеина выделялся сорт Двин (36,5 и 16,1%, соответственно). Лабораторная всхожесть у новых сортов в питомниках первого года испытания и размножения составила 98,0-99,0%, полевая – 82,5-87,5%. Показано также, что посевные качества семян выведенных сортов в потомствах сохраняются. По урожайности и экономической эффективности наиболее перспективными являются сорта Котайк и Кристине.
6. В целом, результаты генетического исследования селекционных сортов и стародавних сортов-популяций пшениц, с учетом скрытых резервов генетической изменчивости, существенно дополняют наши представления об уникальном Переднеазиатском очаге происхождения культурных растений и создают предпосылки для их практического применения в селекционных программах.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

Рекомендуется:

- использовать информацию о генетической структуре местных стародавних сортов-популяций и селекционных сортов пшениц по генам гибридной депрессивности для более эффективной организации селекционного процесса в конкретных агроэкологических условиях с использованием местного генофонда пшеницы;
- при подборе родительских пар для скрещиваний включать местные сорта пшениц со слабыми и умеренными аллелями доминантных генов гибридной депрессивности в гибридизационные программы с целью получения высокопродуктивных форм;
- при скрещиваниях учитывать естественную гетерогенность сортов по генам гибридной депрессивности с целью получения здорового гибридного поколения; при расщеплении сублетальных гибридных комбинаций в F₂ проводить отбор здоровых и плодовитых форм;
- внедрить в сельскохозяйственное производство республики и организовать первичное семеноводство сортов Котайк, Двин, Кристине в *Арагатской равнине и ее предгорных районах*; сорта Армик – в *Арагатской равнине, ее предгорных районах и в Зангезуре*; сорта Сюник – в *предгорных и горных зонах*;
- организовать первичное семеноводство элитных семян новых сортов пшениц по ускоренной методике для повышения эффективности использования и минимизации временных, материальных и человеческих ресурсов.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. **Садоян Р.**, Бекназарян Л. Совместное проявление различных типов гибридной депрессивности у пшеницы. Сборник докладов международной научной конференции, ГГАУ, Тбилиси, 1997; ч. II, с. 13-16.
2. Beknazaryan L., **Sadoyan R.** White spot chlorosis Triticum genus. XVI International Botanical congress. Abstracts. St. Louis, USA, August 1-7, 1999, p. 427.
3. **Sadoyan R.** Hybrid lethality in Triticum genus. XVI International Botanical congress. Abstracts. St. Louis, USA, August 1-7, 1999, p. 591.
4. **Մադոյան Ռ.Ռ.**, Ղանդիլյան Պ.Ա. Դոմինանտ լետալ գեների տեսակային լոկալիզացիան Triticum ցեղում: Բուսական գենետիկական ռեսուրսների ճանաչման, պահպանման և օգտագործման հարցերը: Գիտական աշխատությունների ժողովածու: ՀԳԱ, Երևան, 2000, էջ 74-81.

5. **Садоян Р.Р.**, Бекназарян Л.Г. Гибридная летальность у вида *T.sphaerococcum* Pers. Вопросы идентификации, охраны и использования растительных генетических ресурсов. Сборник научных трудов, СХА, Ереван, 2000, с. 113-120.
6. **Садоян Р.Р.** Гибридная летальность у тетраплоидных видов пшеницы. Вопросы идентификации, охраны и использования растительных генетических ресурсов. Сборник научных трудов, СХА, Ереван, 2000, с. 123-135.
7. **Садоян Р.Р.**, Азарян К.Г. Сравнительное морфолого-анатомическое изучение структуры стебля карликовых гибридов пшеницы. Ученые записки ЕГУ, Ереван, 2001, с. 90-97.
8. **Садоян Р.Р.**, Азарян К.Г. Некоторые показатели продуктивности у депрессивных гибридов пшеницы. Ученые записки ЕГУ, Ереван, 2002, с. 91-96.
9. **Садоян Р.Р.** Влияние минеральных удобрений на депрессивные гибриды пшеницы типа Dwarfness. Проблемы стабильного развития агропродовольственной системы Закавказского региона. Материалы международной конференции, ч.1, АрмСХА Маркетинговый проект содействия СХД США, Ереван, 2002, с. 236-240.
10. **Садоян Р.Р.** Содержание пластидных пигментов у хлоротического гибрида пшеницы (белокрапчатый хлороз). Биологический журнал Армении, № 4, т. LV, Ереван, 2003, с. 302-305.
11. **Садоян Р.Р.** Естественные отрицательные мутации в селекции пшеницы. Известия АрмСХА, Материалы международной научной конференции, 4, Ереван, 2004, с. 32-34.
12. **Садоян Р.Р.** Распределение и совместное проявление генов депрессивности пшеницы. Известия АрмСХА, Материалы международной научной конференции. Посвящается 75-летию АрмСХА, Ереван, 2005, с. 34-37.
13. **Садоян Р.Р.**, Погосян В.А. Влияние генов гибридной карликовости на онтогенетическое развитие гибридных растений пшеницы типа Hybrid Dwarfness. Биологический журнал Армении, №1 (2), Ереван, 2007, с. 113-119.
14. **Садоян Р.Р.** Гибридная депрессивность пшеницы (история вопроса и каталог сортов по генам гибридной депрессивности различных типов). Ереван, И.: Юнипринт, 2008, 195 -С.
15. **Садоян Р.Р.**, Минасбекян Л.А. Воздействие ионизирующего излучения на некоторые параметры развития семян пшеницы в онтогенезе. Актуальные вопросы. Вторые чтения, посвященные памяти В.И.Корогодина и В.А.Шевченко. Материалы, тезисы докладов, Дубна-Москва, 12-13 января 2009, с. 98.
16. **Садоян Р.Р.** Гены гибридной депрессивности у эндемичных и селекционных сортов пшениц Армении. Биологический журнал Армении, 2 (64), Ереван, 2012, с. 99-103.
17. **Садоян Р.Р.** Локализация естественных отрицательных доминантных мутаций в пшеницах Южного Кавказа. Известия аграрной науки №3, т. 10, Тбилиси, 2012, с. 64-68.
18. **Садоян Р.Р.** Эндемичные и селекционные сорта пшениц Армении. Ереван, И.: Ван Арьян, 2013, 127 С.
19. **Sadoyan R.R.**, Barbaryan A.A. Some agrobiological indicators of new varieties of winter soft wheat. Annals of Agrarian Science (Tbilisi), 2014, №2, vol. 12, p. 26-28.
20. Гончаров Н.П., Меликян А.Ш., Арутюнян М.Г., Оганесян М.Ц., Оганесян Л.В., **Садоян Р.Р.**, Ляпунова О.А. Кавказский центр формообразования диких ди- и тетраплоидных пшениц: Экспедиция «Армения-2013». Вавиловский журнал генетики и селекции, №2, т.8, Новосибирск, 2014, с. 387-399.

21. **Садоян Р.Р.**, Казарян Р.Г. Перспективные сорта озимой мягкой пшеницы в условиях орошаемого земледелия Араратской равнины Армении. Плодородие, №5 (80), Москва, 2014, с. 34-37.
22. **Садоян Р.Р.** Некоторые особенности онтогенетического развития гибридного карлика пшеницы Dwarf I. Биологический журнал Армении, 3 (67), Ереван, 2015, с. 95-100.
23. **Sadoyan R.R.** New varieties of winter wheat for cultivation in Armenian conditions. II международная научно-практическая конференция "Актуальные вопросы и перспективы развития сельскохозяйственных наук". Омск, 2015, с. 6.
24. **Sadoyan R.R.** Breeding importance of the hybrid depression problem and possible ways of its overcoming. American Journal of Agriculture and Forestry, №3 (3), 2015, p.116-119.
25. **Sadoyan R.R.** Features of ontogeny of wheat hybrid of type Dwarf II. Journal of Agriculture, Forestry and Fisheries №4 (3), 2015, p.101-105.
26. **Sadoyan R.R.** Barbaryan A.A. Application of modified method in seed breeding of winter wheat new varieties. Electronic Journal of Natural Sciences of NAS RA. 2015, Issue 2, vol. 25, p. 3-6.

ՄԱՂՈՅԱՆ ՌՈՒԶԱՆՆԱ ՌՈՒԲԵՐՏԻ

ՀԻՔՐԻԴԱՅԻՆ ՑՈՐԵՆՆԵՐԻ ՕՆՏՈԳԵՆԵԶԻ ԳԵՆԵՏԻԿԱԿԱՆ

ԱՌԱՆՁՆԱՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԸ

ԱՄՓՈՓԱԳԻՐ

Հանգուցային բառեր. ցորեն, գեն, դոմինանտ մուտացիա, հիբրիդային ճնշվածություն, հիբրիդային գաճաճություն, կենսաձև, ցորենի ֆիլոգենեզ, սելեկցիոն ծրագրեր

Բույսերի անհատական զարգացումը պայմանավորված է նրանց գենետիկական առանձնահատկություններով: Այդ առանձնահատկությունների գնահատման համար լավագույն հնարավորություններից է խոշոր ֆենոտիպային փոփոխություններից դեպի գենոտիպի փոփոխությունների վերլուծությունը: Բնական դոմինանտ բացասական մուտացիաները, որոնք հանգեցնում են կենսագործունեությունը պայմանավորող համակարգերի խաթարման և հիբրիդային բույսերի ընկճվածության կամ մահացության, լայնորեն տարածված են *Triticum L.* ցեղի տարբեր գենոմային կազմություն և պլոիդություն ունեցող տեսակներում: Հիբրիդային ճնշվածության դոմինանտ գեների տեսակային, աշխարհագրական և կենսաձևային տեղակայման բացահայտումը մեծ նշանակություն ունի ցորենի ֆիլոգենեզի առանձին հարցերի բազմակողմանի ուսումնասիրման և սելեկցիոն ծրագրերի իրականացման գործում: Սելեկցիայի համար հիբրիդային ճնշվածության խնդրի ուսումնասիրությունը ունի որոշակի գործնական նշանակություն կապված այդ երևույթը պայմանավորող և իմունիտետն ու արժեքավոր մի շարք հատկանիշներ վերահսկող գեների շղթայակցման հետ:

Ցորենի ժամանակակից տեսակներում հայտնաբերված հիբրիդային ճնշվածության գեները բացահայտվել են նաև *Aegilops L.* ցեղում և ցորենի դիպլոիդ ձևերում, որոնք էվոլյուցիայի տարբեր փուլերում մասնակցել են ձևագոյացման գործընթացներին, իսկ լեոտալոյան երևույթը քննարկվել է ուժեղ ալելների զուգակցման դեպքում, որպես տեսակների միջև գենետիկական մեկուսացնող համակարգ: Էնդեմիկ և սելեկցիոն սորտերի ուսումնասիրությամբ բացահայտվել է, որ նրանց մեծամասնությունը հանդիսանում է հիբրիդային ճնշվածության գեների կրողներ: Հայաստանի, Հարավային Կովկասի և համաշխարհային հավաքածուի ցորենների համեմատական ուսումնասիրությամբ պարզվել են այդ գեների բաշխման և տեղակայման առանձնահատկությունները, ինչպես նաև դրանց ալելների կուտակումները՝ կախված կենսաձևից: Բացահայտվել է, որ Հարավային Կովկասի ցորեններում հիբրիդային ճնշվածության գեներն ըստ ծագման, տեսակային և կենսաձևային տեղակայման ենթարկվում են ընդհանուր օրինաչափությունների, սակայն կան որոշակի տարբերություններ տարածման հաճախականության, ալելների ուժի և առանձին գեների բացակայության առումով: Օրինակ՝ Հայաստանի ցորեններում կենսաձևի հետ կապված նկատվում է նեկրոզի գեների տեղակայման շեղում ընդհանուր օրինաչափություններից: Որոշվել է Հայաստանի էնդեմիկ և սելեկցիոն սորտերի տեղը և դերը մշակաբույսերի առաջացման Առաջավոր Ասիական օջախում, հաշվի առնելով գենետիկական փոփոխականության և նրա ֆենոտիպային արտահայտման ներուժը:

Տեղական էնդեմիկ և սելեկցիոն սորտերի ուսումնասիրությունների արդյունքներով գնահատվել են ստացված հիբրիդների կենսագործունեությունը պայմանավորող համակարգերի փոփոխությունները: Բացահայտված է, որ ճնշվածության գեների կոմպլեմենտացիան հիբրիդային օրգանիզմում առաջացնում է անատոմիական, մորֆոլոգիական, բջջաբանական, ֆիզիոլոգիական և կենսաքիմիական փոփոխություններ՝ հանգեցնելով հիբրիդային գաճաճության լետալ կամ կիսալետալ ձևերի արտահայտությանը: Ցույց է տրվել, որ Dwarf I-ի (ցորենի հիբրիդային գաճաճության լետալ ձև) մոտ գենետիկորեն պայմանավորված ճնշվածությունը կանխորոշում է շեղումները անհատական զարգացման բնականոն ընթացքից և բերում լետալ արդյունքի: Տարբեր դրզաներով γ -ճառագայթումը արգելակում է բույսի ձևաբանական հատկանիշների զարգացումը: Ճառագայթման դրզայի ավելացումը հանգեցնում է բջջագենետիկական խաթարումների մակարդակի ավելացման առանց գաճաճության սկզբնական ձևի փոփոխության: Պարզվել է, որ Dwarf II-ը (ցորենի հիբրիդային գաճաճության կիսալետալ ձև) բնութագրվում է անհատական զարգացման բնականոն ընթացքի շեղումներով, սակայն բույսն անցնում է օնտոգենեզի բոլոր փուլերը մինչ վերարտադրվելը:

Համաշխարհային հավաքածուի նմուշների ուսումնասիրության հիման վրա կազմվել է ցորենի տարբեր տեսակների, շրջանացված սորտերի և գծերի ամփոփիչ գրացուցակ, ըստ հիբրիդային ճնշվածության գեների դոմինանտ և ռեցեսիվ ալելների ներկայության, որը հրատարակվել է առանձին մենագրությամբ: Գրացուցակում կարևոր տեղ են զբաղեցնում հայկական հինավուրց սորտ-պոպուլյացիաները, ինչը էապես լրացնում է մեր պատկերացումները մշակաբույսերի առաջացման Առաջավոր Ասիական յուրօրինակ օջախի մասին: Կատարված աշխատանքի հիման վրա կարևոր նախադրյալներ են ստեղծվել ուսումնասիրված գենետիկական փոփոխականության ներուժի գնահատման և օգտագործման համար: Մեր մասնակցությամբ ստացվել է ցորենի հինգ սորտ որոնցում որոշվել է հիբրիդային ճնշվածության գեների առկայությունը: Ստացված սորտերը գերազանցում են ստուգիչին բերքատվությամբ, ձմեռադիմացկունությամբ, կարճացողունությամբ և վաղահասությամբ, որը նպատակահարմար է դարձնում դրանց մշակությունը հանրապետության տարբեր ագրոէկոլոգիական գոտիներում: Ցույց է տրվել նաև, որ դրանց սորտային հատկանիշները սերունդներում պահպանվում են: Առաջարկվում է. Կոտայք, Դվին, Քրիստինե սորտերը ներդնել հանրապետության գյուղատնտեսական արտադրության մեջ Արարատյան հարթավայրի և դրա նախալեռնային գոտում; Արմիկ սորտը՝ Արարատյան հարթավայրի, դրա նախալեռնային գոտում և Զանգեզուրում; Սյունիք սորտը՝ հանրապետության նախալեռնային և լեռնային գոտիներում մշակելու համար: Նախատեսվում է կազմակերպել դրանց առաջնային սերմնաբուծությունը: Ներկայացված են ցուցումներ ցորենի տեղական հինավուրց սորտ-պոպուլյացիաների գենետիկական կառուցվածքի վերաբերյալ, ինչը կնպաստի Հայաստանի տարբեր ագրոէկոլոգիական պայմաններում սելեկցիոն գործընթացների արդյունավետ կազմակերպմանը:

SADOYAN RUZANNA ROBERT
GENETIC FEATURES OF HYBRID WHEATS ONTOGENESIS

SUMMARY

Keywords: wheat, gene, dominant mutations, hybrid depression, hybrid dwarfness, biotype, wheat phylogenesis, breeding programs.

Plants individual development is determined by their hereditary characteristics. The optimal way of genotypes identification is the examination of genotypically determined extensive changes of their phenotypes. One of actual approaches is the study of widely expanded spontaneous negative dominant mutations in varieties from *Triticum L.* genus with different ploidy and genome composition that results in depression or death of hybrid plants. The investigation of varietal, geographical, and biotypical localization of dominant genes of hybrid depression is an important issue for the profound study of wheat phylogenesis and implementation of seed breeding programs.

The presented research of hybrid depression phenomenon is based on the exploration of the linked genes, which determine the immunity and range of valuable features, having definite practical significance for the wheat selection. Hybrid depression genes, detected in wheat contemporary varieties have been also identified in *Aegilops L.* species and diploid forms of wheats, which are involved in the processes of morphogenesis within various phases of the evolution and strong allele combinations the phenomenon of lethality were defined as genetically isolating mechanism among varieties.

The South Caucasus is one of the regions, where the vast accumulations of different kinds of spontaneous negative dominant mutations are observed in cultivated wheat varieties. Our study of endemic and selective wheat varieties has determined that the majority of them are carriers of hybrid depression genes. The comparative analysis of wheat varieties from Armenia, the South Caucasus and world-wide collection has revealed the characters of their distribution, localization and allele's accumulation, correlated with their biotypes.

It has been determined that the genes of hybrid depression in wheat varieties of the South Caucasus are subjected to overall regularities according to their origin, varietal and biotypical localization. Nevertheless, there are definite differences in their frequency, strength of alleles and deletion of single genes of hybrid depression. For example, in the wheat varieties of Armenia was detected the deflection of localization of necrosis genes from the overall regularities, due to their biotypes.

Based on genetic variability and potential of phenotype expression, the role and place of endemic and selective wheat varieties of Armenia in the Asia Anterior family of cultivated crops were determined. Due to the results of study of endemic and selective local varieties, the changes of vitality characters of obtained hybrids have been discussed. It was revealed that the complementation of

depression genes in hybrid organisms generates anatomical, morphological, cytological, physiological and biochemical changes, resulting in the expression of lethal or semilethal forms of hybrid dwarfness.

For the species studied it has been shown that the genetically determined depression in Dwarf I (lethal form of wheat hybrid dwarfness) caused by deviations from normal course of othogenesis, finally leads to hybrids lethality. Their irradiation with different doses of γ -rays inhibited the development of plants morphological features. The increase of radiation dosis resulted in the elevation of cytogenetic anomalies rate without changes of initial state of dwarfness. It has been shown, that the Dwarf II (semilethal form of wheat hybrid dwarfness) is specified by distortion of regular course of individual development, while maintaining all phases of ontogenesis till reproduction.

Based on the study of samples of worldwide collection, a complete catalogue of wheat various species, released varieties and lines is completed, according to the presence of dominant and recessive alleles of hybrid depression genes, published as a separate monograph. Armenian ancient wheat variety-populations are fully presented in the catalogue, expanding our understanding of the West-Asian family of cultivated crops.

With our participation, five new wheat varieties are being developed, taking in account the genes of hybrid depression. The new varieties exceed the control one by high yield capacity, early ripening, frost resistance and short stemmed features, favoring their cultivation in various agriecological zones of Armenia. It is defined, that the important features of the new varieties are inherited in few generations.

Based on the obtained results it is recommended:

- introduction of Kotayk, Dvin, Cristine wheat varieties into the production in Ararat valley and the foothill zones of Armenia.
- introduction of Armik wheat variety in Zangezur, Ararat valley and its foothill zone.
- introduction of Syunik wheat variety in mountainous and foothill zones of Armenia. It is also planned to organize their primary seed production.

The recommendations on application of the studied genetic structure of local wheat ancient populations-varieties are presented, aiming for their propagation in different agriecological conditions of Armenia and further effective breeding.

