

# Взаимодействие генов, определяющих форму колоса мягкой пшеницы и расположенных в хромосоме 5AL

А.В. Симонов<sup>1</sup>, Т.А. Пшеничникова<sup>1</sup>, И.Ф. Лапочкина<sup>2</sup>, Н. Ватанабе<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук», Новосибирск, Россия

<sup>2</sup> Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Московский Научно-исследовательский институт сельского хозяйства «Немчиновка», Московская область, Одинцовский район, пос. Новоивановское, Россия

<sup>3</sup> Сельскохозяйственный колледж, Университет Ибараки, Ибараки, Япония

Признаки колоса гексаплоидных пшениц рода *Triticum* L. определяются главными генами и играют важную роль в систематике. Обладая сильным плеiotропным эффектом, они имеют также большую практическую значимость. Исследованы взаимодействия доминантных генов  $Q^5$  и  $Q$  с геном  $C^{17648}$ , которые определяют форму колоса пшеницы. Доминантный ген  $Q$  находится в хромосоме 5AL и определяет образование у вида *T. spelta* L. удлиненного рыхлого колоса. Гомеоаллельный ген  $Q^5$ , интрогрессированный в мягкую пшеницу от *Aegilops speltoides* Tausch. и вызывающий формирование спельтоидного колоса, также находится в хромосоме 5AL линии пшеницы 84/98<sup>w</sup>. Ген  $C^{17648}$  аналогичен по фенотипическому проявлению гену  $C$ , определяющему развитие короткого плотного колоса на коротком стебле, подобно виду *T. compactum* Host. Он был картирован в хромосоме 5AL у линии мягкой пшеницы ANBW-5A, а его донором был мутант твердой пшеницы. В данной работе у гибридов  $F_1$ ,  $F_2$  и  $F_3$  трех различных популяций изучались длина колоса, число колосков в колосе, индекс плотности колоса и длина стебля. Впервые было установлено, что доминантный ген  $C^{17648}$  эпистатичен по отношению к доминантным генам  $Q^5$  и  $Q$ . Это проявилось в образовании компактного колоса у гибридов  $F_1$  и численном преобладании растений с компактным колосом в  $F_2$ . Вместе с тем установлено, что на длину стебля у гибридов ген  $C^{17648}$  оказывал меньшее действие, чем гены  $Q^5$  и  $Q$ , и не влиял на число колосков в колосе. С помощью генетического анализа установлено, что гены  $Q^5$  или  $Q$  наследуются независимо от гена  $C^{17648}$ , однако наблюдалось значительное сцепление между  $Q^5$  или  $Q$  с геном  $b1$ .

Ключевые слова: мягкая пшеница; генетический анализ; гибридизация; гены формы колоса; спельтоидность и компактность колоса.

## КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Симонов А.В., Пшеничникова Т.А., Лапочкина И.Ф., Ватанабе Н. Взаимодействие генов, определяющих форму колоса мягкой пшеницы и расположенных в хромосоме 5AL. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(1):57-64. DOI 10.18699/VJ15.115

## HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Simonov A.V., Pshenichnikova T.A., Lapochkina I.F., Watanabe N. Interaction of genes determining the spike shape of wheat and located in 5AL chromosome. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(1):57-64. DOI 10.18699/VJ15.115

## ORIGINAL ARTICLE

Received 29.07.2015 r.

Accepted for publication 06.11.2015 r.

Online 15.12.2015 r.

© AUTHORS, 2015

✉ e-mail: sialexander@bionet.nsc.ru

## Interaction of genes determining the spike shape of wheat and located in 5AL chromosome

A.V. Simonov<sup>1</sup>, T.A. Pshenichnikova<sup>1</sup>,  
I.F. Lapochkina<sup>2</sup>, N. Watanabe<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia

<sup>2</sup> Moscow Scientific Research Institute of Agriculture «Nemchinovka», Moscow oblast, Odintsovo region, Novoivanovskoe, Russia

<sup>3</sup> College of Agriculture, Ibaraki University, Ibaraki, Japan

Spike parameters of hexaploid wheats from the genus *Triticum* L. are determined by the major genes and play an important role in systematics. Having a strong pleiotropic effect, they also have practical importance. In this work, the interaction of the dominant genes  $Q^5$  and  $Q$  with the dominant gene  $C^{17648}$  determining a spike shape was investigated. The gene  $Q$  is situated in 5AL chromosome and determines the formation of elongated lax spike in the species *T. spelta* L. The homoeoallelic gene  $Q^5$  introgressed into bread wheat from *Aegilops speltoides* Tausch. and causing the formation of the speltoid spike is also located in 5AL chromosome of the line 84/98<sup>w</sup>. The gene  $C^{17648}$  is analogous in the phenotypic manifestation to the gene  $C$  determining the formation of a dense short spike on a short culm like in *T. compactum* Host. It was mapped to 5AL chromosome in bread wheat line ANBW-5A and the donor of the gene was a mutant of durum wheat. In the present work, spike length, spikelet number, index of spike density and stem length were studied in  $F_1$ ,  $F_2$  and  $F_3$  of three different hybrid populations. It was for the first time shown that the gene  $C^{17648}$  is epistatic to the dominant genes  $Q^5$  and  $Q$ . It was manifested in the formation of compact spikes in  $F_1$  hybrids and in the numerical predominance of plants with a compact spike in  $F_2$ . At the same time, the gene  $C^{17648}$  showed a smaller effect on stem length and did not affect spikelet number. Using the genetic analysis, it was found that the genes  $Q^5$  and  $Q$  are independently inherited from the gene  $C^{17648}$ , although a substantial linkage was observed between  $Q^5$  or  $Q$  and  $b1$  gene.

Key words: bread wheat; genetic analysis; hybridization; genes for spike shape; spike speltoidy and compactness.

Виды гексаплоидных пшениц (ВВААDD) характеризуются отличительными признаками колоса, имеющими таксономическое, хозяйственное и доместикационное значение. Так, например, пшеница с разреженным удлинённым колосом, жесткими чешуями и ломким колосовым стержнем, плохим обмоломом относится к виду *T. spelta* L. (спельта). Плотноколосая и относительно низкорослая пшеница относится к виду *T. compactum* Host (компактум). Вид *T. aestivum* L. (мягкая пшеница) не имеет таких особенностей. Перечисленные признаки контролируются единичными доминантными генами с плейотропным эффектом. Данные гены влияют не только на форму колоса, но и на фенотип растения в целом: его высоту, время колошения и цветения (De Fariis et al., 2003). В каталоге генных символов пшеницы (McIntosh et al., 2013) они приведены в разделе генов «большой морфологии» (Gross Morphology).

Ген *Q*, определяющий различия между спельтой и мягкой пшеницей по форме колоса, был картирован в длинном плече хромосомы 5A (Kato et al., 1998). При гибридизации спельты с мягкой пшеницей было установлено, что специфическая форма колоса (спельтоидная) – доминирующий признак (McFadden, Sears, 1946; Филипченко, 1979; Гончаров, 2002). У интрогрессивной линии из коллекции «Арсенал» с генетическим материалом от *Aegilops speltoides* Tausch. (Lapochkina et al., 2001) нами был обнаружен ген *Q<sup>S</sup>* в хромосоме 5A, гомеоаллельный известному гену *Q* спельты (Симонов, Пшеничникова, 2012). Ген *Q<sup>S</sup>* так же, как и ген *Q* спельты, доминантен и определяет спельтоидную форму колоса.

Доминантный ген *C*, вызывающий плотноколосость и карликовость растения, картирован в хромосоме 2DL у *T. compactum* (Johnson et al., 2008). Аналоги гена *C* с таким же фенотипическим эффектом найдены в хромосоме 5AL у нескольких компактноколосых мутантов мягкой и твердой пшеницы (Kosuge et al., 2008, 2012). Первоначально они получили разные обозначения с индексами *C<sup>17648</sup>*, *C<sup>739</sup>* и *C<sub>p</sub>*, но потом была показана их аллельность (Kosuge et al., 2012). Ген *C<sup>17648</sup>* был перенесен в геном мягкой пшеницы от мутанта твердой пшеницы. Он расположен в длинном плече хромосомы 5AL в районе между молекулярным маркером *Xbarc319* и ингибитором остистости *B1* на значительном от них расстоянии (Kosuge et al., 2012).

Цель настоящей работы состояла в том, чтобы выяснить характер взаимодействия двух генов, расположенных в хромосоме 5A и контрастно влияющих на форму колоса и высоту растения пшеницы. Для этого у носителей доминантных генов *Q*, *Q<sup>S</sup>* и *C<sup>17648</sup>* был проведен генетический анализ формы колоса и длины стебля.

## Материалы и методы

Источником доминантного аллеля гена *Q*, вызывающего спельтоидность колоса, стал образец *T. spelta* Grey, предоставленный Э. Ворландом (Центр Джона Иннеса, Норидж, Великобритания). В качестве носителя гомеоаллельного доминантного гена *Q<sup>S</sup>*, интрогрессированного от *Ae. speltoides*, были использованы озимая линия 84/98<sup>w</sup> из коллекции «Арсенал» (Lapochkina, 2001) и ее яровой аналог, линия Rodina *Q<sup>S</sup>*, созданная нами. Перечисленные линии

имеют спельтоидный фенотип колоса. В качестве родителя с компактным колосом (компактоид) была использована изогенная линия ANBW-5A, несущая ген *C<sup>17648</sup>* (Kosuge et al., 2012). В табл. 1 перечислены родительские формы и их генотипы.

Изучали гибриды первого, второго и выборочно третьего поколений по трем гибридным комбинациям: *T. spelta* Grey × ANBW-5A, Rodina *Q<sup>S</sup>* × ANBW-5A и 84/98<sup>w</sup> × ANBW-5A. Всего было изучено в популяциях F<sub>1</sub> по 6, 5 и 13 растений соответственно, а в популяциях F<sub>2</sub> – 50, 130 и 120 растений соответственно. В гибридной популяции F<sub>2</sub> 84/98<sup>w</sup> × ANBW-5A из 120 растений было 103 яровых, фенотипированных по признакам колоса. Также было фенотипировано по шесть растений от 42 семей F<sub>3</sub> для проверки гомо- или гетерозиготности растений из F<sub>2</sub> с разными фенотипами колоса.

У полученных гибридов F<sub>1</sub> и F<sub>2</sub>, а также у родителей изучали такие параметры, как «длина колоса», «число колосков в колосе», «индекс плотности колоса», рассчитываемый как число колосков на 10 см длины колоса, а также «длина стебля».

Для оценки достоверности количественных различий между родительскими линиями и гибридами F<sub>1</sub> использовали однофакторный дисперсионный анализ популяций с оценкой достоверности по критерию Фишера (F) и расчетом наименьшей существенной разницы (НСР) (Доспехов, 1985). Соответствие фактического соотношения фенотипических классов теоретическому соотношению в F<sub>2</sub> определялось по критерию  $\chi^2$  (Рокицкий, 1974). При обработке данных использовались статистические пакеты Past и MS Excel.

Исследования проведены в Центре коллективного пользования «Лаборатория искусственного выращивания растений ИЦиГ СО РАН» (г. Новосибирск) в течение 2014–2015 гг. Растения выращивали в гидропонных теплицах с керамзитным грунтом, автоподачей питательного раствора Кнопа и искусственной подсветкой.

## Результаты

При сравнении гибридов F<sub>1</sub> с родительскими линиями было установлено, что отдельные изучаемые признаки колоса и стебля проявляются неодинаково (табл. 2–4). Так, длина колоса гибридов F<sub>1</sub> была меньше родительского среднего и ближе к линии ANBW-5A. Данные отличия достоверны во всех комбинациях. Это наиболее ярко демонстрирует комбинация *T. spelta* Grey × ANBW-5A, у которой колосья гибридов F<sub>1</sub> имели колос на 1,3 см длиннее, чем у родителя с компактным колосом, но на 1,8 см короче среднего по длине колосьев обоих родителей (табл. 4). Индекс плотности колоса, как зависимый от длины колоса параметр, у гибридов F<sub>1</sub> всех трех комбинаций был выше родительского среднего и ближе к индексу линии ANBW-5A.

В случае комбинации *T. spelta* Grey × ANBW-5A между растениями F<sub>1</sub> и линии ANBW-5A по этому признаку не было достоверной разницы (индекс плотности 34,2 и 37,3 соответственно) (табл. 4).

Число колосков колоса у всех трех популяций гибридов F<sub>1</sub> достоверно превышало родительское среднее. При этом число колосков колоса у гибридов F<sub>1</sub> Rodina *Q<sup>S</sup>* ×

**Table 1.** Parental forms and their genotypes for spike traits and growth habit

Parents	Characteristic alleles			
<i>T. spelta</i> Grey	<i>Q</i>	<i>c</i> <sup>17648</sup>	<i>b1</i>	<i>Vrn-A1</i>
Rodina <i>Q</i> <sup>S</sup>	<i>Q</i> <sup>S</sup>	<i>c</i> <sup>17648</sup>	<i>b1</i>	<i>Vrn-A1</i>
84/98 <sup>w</sup>	<i>Q</i> <sup>S</sup>	<i>c</i> <sup>17648</sup>	<i>b1</i>	<i>vrn-A1 (vrn-S1)</i>
ANBW-5A	<i>q (q</i> <sup>S</sup> <i>)</i>	<i>C</i> <sup>17648</sup>	<i>B1</i>	<i>Vrn-A1 + Vrn-B1</i>

**Table 2.** Mean values of spike and stem parameters in the parental forms and F<sub>1</sub> hybrids 84/98<sup>w</sup> × ANBW-5A

Genotype	Spike length, cm	Spikelet number	Density index	Stem length, cm
ANBW-5A	3.1	11.2	37.3	26.9
84/98 <sup>w</sup>	9.9	15.2	15.4	69.4
Parental mean	6.5	13.2	26.4	48.2
F <sub>1</sub> 84/98 <sup>w</sup> × ANBW-5A	5.6	16.8	29.9	59.2
F	3.5			
F <sub>G</sub>	71.7***	17.8***	55.3***	95.9***
LSD <sub>05</sub>	0.9	1.7	3.3	5.5

\*\*\* *p* < 0.001.**Table 3.** Mean values of spike and stem parameters in the parental forms and F<sub>1</sub> hybrids Rodina *Q*<sup>S</sup> × ANBW-5A

Genotype	Spike length, cm	Spikelet number	Density index	Stem length, cm
ANBW-5A	3.1	11.2	37.3	26.9
Rodina <i>Q</i> <sup>S</sup>	8	13.8	17.2	54.9
Parental mean	6.6	12.5	27.3	40.9
F <sub>1</sub> Rodina <i>Q</i> <sup>S</sup> × ANBW-5A	5.2	15.5	29.8	51.2
F	3.2			
F <sub>G</sub>	251.9***	25.2***	173.0***	96.0***
LSD <sub>05</sub>	0.5	1.1	2.6	4.2

\*\*\* *p* < 0.001.**Table 4.** Mean values of spike and stem parameters in the parental forms and F<sub>1</sub> hybrids *T. spelta* Grey × ANBW-5A

Genotype	Spike length, cm	Spikelet number	Density index	Stem length, cm
ANBW-5A	3.1	11.2	37.3	26.9
<i>T. spelta</i> Grey	9.2	14.2	15.5	53.3
Parental mean	6.2	12.7	26.4	40.1
F <sub>1</sub> <i>T. spelta</i> Grey × ANBW-5A	4.4	14.8	34.2	46
F	3.3			
F <sub>G</sub>	216.2***	15.9***	118.6***	88.6***
LSD <sub>05</sub>	0.6	1.4	3.1	4.9

\*\*\* *p* < 0.001.



**Fig. 1.** Characteristic spike shapes of parental forms and  $F_1$  and  $F_2$  in the cross combination Rodina  $Q^S \times$  ANBW-5A.

From left to right: 1, Rodina  $Q^S$ ; 2, ANBW-5A; 3,  $F_1$ ; 4–13,  $F_2$  spikes attributed to the compact phenotype; 14, speltoid  $F_2$ ; 15, normal  $F_2$ .

**Table 5.** Mean values with errors for parental forms and variability limits for  $F_2$  hybrid populations in comparison with parents

Genotype	Spike length, cm	Spikelet number	Density index	Stem length, cm
ANBW-5A	4.1 ± 0.3	14.1 ± 1.3	34.3 ± 2.3	41.4 ± 4.7
84/98 <sup>w</sup>	13.5 ± 1.2	19.4 ± 1.9	14.4 ± 0.8	95.4 ± 10.4
Rodina $Q^S$	9.8 ± 0.5	15.1 ± 0.8	15.3 ± 1.0	78.0 ± 3.3
<i>T. spelta</i> Grey	11.9 ± 1.2	18.3 ± 1.2	15.7 ± 1.7	93.1 ± 7.7
$F_2$ 84/98 <sup>w</sup> × ANBW-5A	6.4 2.0–14.6	16.6 10–27	28.3 12.6–50.0	66.6 12–114
Parental mean	8.6	16.5	24.3	67.0
$F_2$ Rodina $Q^S$ × ANBW-5A	5.5 1.5–11.3	13.6 7–18	27.3 13.3–48.0	54.7 8–99
Parental mean	7.0	14.6	24.7	59.8
$F_2$ <i>T. spelta</i> Grey × ANBW-5A	6.0 3.0–11.8	14.7 12–20	29.1 12.7–46.9	66.1 30–102
Parental mean	8.0	16	24.9	65.7

× ANBW-5A было достоверно выше на 1,7, чем у линии Rodina  $Q^S$  (см. табл. 3). Достоверных различий между гибридами  $F_1$  и их спельтоидными родителями в комбинациях 84/98<sup>w</sup> × ANBW-5A и *T. spelta* Grey × ANBW-5A не было (см. табл. 2, 4). Колосья родителей и гибридов одной из гибридных популяций представлены на рис. 1.

Значения длины стебля у гибридов  $F_1$  трех комбинаций были достоверно выше средних длин стебля между родителями и близки к соответствующим спельтоидным родителям. В комбинации Rodina  $Q^S$  × ANBW-5A значения длины стебля гибридов  $F_1$  не только достоверно выше родительского среднего, но и не отличаются достоверно от линии Rodina  $Q^S$  (см. табл. 3).

В табл. 5 приведены сравнительные количественные данные признаков колоса и стебля у гибридов  $F_2$  и родителей всех гибридных комбинаций. Здесь можно отметить двустороннюю трансгрессию по всем изученным признакам, что может указывать на минорные модификаторы колоса и стебля, по которым различались родительские формы.

Средние значения длины колоса у гибридов  $F_2$  были от 5,5 до 6,4 см, что примерно на 1/4 ниже родительских средних (от 7 до 8,6 см) (табл. 5). Они приближались к среднему значению родительской линии ANBW-5A (4,1 см). Средние значения индекса плотности колоса у гибридов  $F_2$ , составившие значения от 27,3 до 29,1,

были несколько выше родительского среднего (24,3–24,9) (табл. 5). Эти значения были ближе к родителю с компактным колосом (34,3), чем к спельтоидным родителям (14,4–15,7). Среднее число колосков в колосе и средняя длина стебля у растений в популяциях  $F_2$  были довольно близки соответствующим родительским средним значениям (табл. 5). Таким образом, в  $F_2$  наблюдалось численное преобладание растений с компактным колосом над спельтоидными растениями.

Из приведенных данных следует, что ген  $C^{17648}$  подавлял действие генов  $Q^S$  и  $Q$  на длину и плотность колоса. Это указывает на эпистатическое взаимодействие между данными генами формы колоса. Исходя из этого для генетического анализа было использовано теоретическое соотношение возможных фенотипических классов 12 : 3 : 1 (Рокицкий, 1974). На рис. 2 представлено распределение гено- и фенотипов согласно схеме дигибридного расщепления при эпистатическом взаимодействии доминантных генов. Следует отметить, что рецессивные аллели  $c^{17648}$  и  $q^S$  ( $q$ ) вызывают образование характерного для мягкой пшеницы нормального колоса (Филипченко, 1979; Гончаров, 2002; Симонов и др., 2009; Kosuge et al., 2012). Таким образом, все гибридные растения популяций  $F_2$  были объединены в три фенотипических класса: растения с компактным, спельтоидным и нормальным колосом. Растения  $F_2$  с нормальным колосом имеют рецессивные аллели данных генов и далее не расщепляются. Гибриды  $F_2$  со спельтоидным колосом могут быть как гомо-, так и гетерозиготами, расщепляющимися в  $F_3$  на спельтоидные и нормальные фенотипы. Растения с компактным колосом могут быть константными или давать потомство со всеми тремя фенотипами. Анализ 42 семей  $F_3$  эти предположения подтвердил. Среди предков  $F_2$  с компактным и спельтоидным колосом присутствовали как гомо-, так и гетерозиготы, расщепляющиеся на соответствующие классы.

Фактическое расщепление по форме колоса для каждой популяции  $F_2$  приведено в табл. 6. Как можно видеть, статистически достоверно теоретическому соотношению 12 : 3 : 1



**Fig. 2.** Segregation for spike shape in  $F_2$  populations under epistatic interaction of  $Q^S$  and  $C^{17648}$  genes and the corresponding phenotypes .

Phenotypes: c, compact; s, speltoid; n, normal.

соответствовало расщепление в популяциях  $F_2$  *T. spelta* Grey × ANBW-5A и  $F_2$  Rodina  $Q^S$  × ANBW-5A. В популяции  $F_2$  84/98<sup>w</sup> × ANBW-5A расщепление по форме колоса не соответствовало теоретическому (табл. 6). В ней наблюдались недостаток компактных форм и избыток растений с нормальным колосом. Также данная популяция расщеплялась на 103 яровых и 17 озимых растений, что не соответствовало дигибридному расщеплению 15 : 1 ( $\chi^2 = 12,8; p > 0,05$ ) при учете двух генов, *Vrn-A1* и *Vrn-B1*, ярового типа развития в генотипе линии ANBW-5A.

В хромосоме 5A в теломерном районе длинного плеча также находится ген *B1*, ингибирующий остистость. Доминантный аллель гена *B1* несет

**Table 6.** Segregation of dihybrid F<sub>2</sub> populations according to spike morphology into compact, speltoid, and normal plants in the epistatic interaction of the Q<sup>S</sup> and C<sup>17648</sup> spike morphology genes

Segregation	Spike phenotype			Total	χ <sup>2</sup> (12:3:1)	p
	compact	speltoid	normal			
F <sub>2</sub> <i>T. spelta</i> Grey × ANBW-5A						
expected	37	9	3	49	5.77	0.10–0.05
actual	33	15	1	49		
F <sub>2</sub> 84/98 <sup>w</sup> × ANBW-5A						
expected	77	19	7	103	116.31	not significant
actual	47	22	34	103		
F <sub>2</sub> Rodina Q <sup>S</sup> × ANBW-5A						
expected	97	24	8	129	1.87	0.5–0.25
actual	91	30	8	129		

**Table 7.** Segregation in F<sub>2</sub> into awnless and awned plants with regard to spike shape

Segregation	Spike phenotype								
	compact			speltoid			normal		
	awnless	awned	χ <sup>2</sup> (3:1)	awnless	awned	χ <sup>2</sup> (3:1)	awnless	awned	χ <sup>2</sup> (3:1)
F <sub>2</sub> <i>T. spelta</i> Grey × ANBW-5A									
expected	25	8	1.49*	11	4	12.3	–	–	–
actual	28	5		5	10		0	1	
F <sub>2</sub> 84/98 <sup>w</sup> × ANBW-5A									
expected	35	12	16.1	17	5	6.47	26	8	10.5
actual	47	0		0	22		34	0	
F <sub>2</sub> Rodina Q <sup>S</sup> × ANBW-5A									
expected	68	23	14.9	23	7	47.7	6	2	–
actual	84	7		7	23		6	2	

\* 0.10 < p < 0.25 (χ<sup>2</sup><sub>crit</sub> = 3.84).

безостая линия ANBW-5A, все остальные родители являются остистыми и несут рецессивный аллель *bl*. Поэтому все три популяции были изучены по наличию или отсутствию остей у растений. Расщепление на безостые и остистые растения популяции F<sub>2</sub> *T. spelta* Grey × ANBW-5A составило 33 : 16 (χ<sup>2</sup> = 1,53; p > 0,1), популяции F<sub>2</sub> 84/98<sup>w</sup> × ANBW-5A – 81 : 22 (χ<sup>2</sup> = 0,73; p > 0,25), а популяции F<sub>2</sub> Rodina Q<sup>S</sup> × ANBW-5A – 97 : 32 (χ<sup>2</sup> = 0,003; p > 0,99), что достоверно соответствует моногенному расщеплению 3 : 1. Для того чтобы оценить сцепление этого гена с генами формы колоса, дополнительно было оценено по безостости/остистости расщепление внутри фенотипических классов компактных и спельтоидных растений (табл. 7).

В популяции F<sub>2</sub> 84/98<sup>w</sup> × ANBW-5A все остистые растения были спельтоидными, а безостые имели компактный или нормальный колос. При этом рекомбинанты – остистые компактоиды – отсутствовали. Среди растений с ком-

пактным колосом популяции F<sub>2</sub> *T. spelta* Grey × ANBW-5A расщепление на безостые и остистые соответствует формуле 3 : 1 (табл. 7). В популяции F<sub>2</sub> Rodina Q<sup>S</sup> × ANBW-5A среди компактоидов встречались остистые растения, хотя их и не хватало для достоверного соответствия расщеплению 3 : 1. Среди спельтоидных растений в обеих упомянутых популяциях остистых растений было больше, чем безостых. Следовательно, рекомбинация между хромосомами 5A *T. spelta* Grey и линии Rodina Q<sup>S</sup>, с одной стороны, и хромосомой 5A линии ANBW-5A, с другой, в районе генов *Bl*, Q<sup>S</sup> (*Q*) и C<sup>17648</sup> происходит, но частота ее снижена.

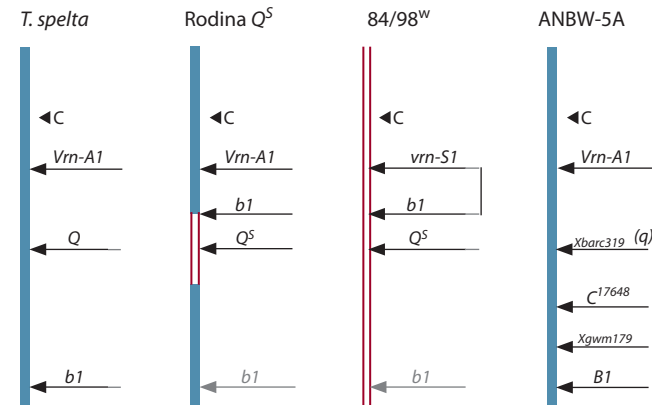
### Обсуждение

Наследование изученных признаков контролируется генами, относящимися к генам «большой морфологии» (McIntosh et al., 2013), поскольку они имеют большое влияние на фенотип растения. Их аллельное состояние

определяет форму колоса и используется наряду с другими признаками для разделения гексаплоидных пшениц (ВВААДД) на виды. Наиболее изученным является ген *Q*. Он отнесен к семейству транскрипционных факторов APETALA-2, контролирующих развитие цветка у растений (De Faris et al., 2003). Изменение всего в одной паре нуклеотидов в аллелях гена *Q* (Simons et al., 2006) имело большое значение для доместикации пшеницы. Вместо длинного, ломкого и с трудом обмолачиваемого колоса спелты (доминантный аллель) появился колос с легко разрушающимися колосками и упругим стержнем (рецессивный аллель) – важным свойством для возделываемой пшеницы. Помимо формы колоса этот ген оказывает влияние на высоту растения и время колошения (De Faris et al., 2003). Рядом исследователей показана экспрессия данного гена не только в тканях органов цветка, но также в других частях растения – листьях, стеблях и корнях (Simons et al., 2006; Gil-Humanes et al., 2009). Экспрессирующийся ген *Q* находится в хромосоме 5AL; в гомеологичных хромосомах 5B и 5D пшеницы найдены аналогичные последовательности (Simons et al., 2006), но их действия на фенотип не обнаружено.

Про ген *C* известно значительно меньше. У вида пшеницы *T. compactum* ген *C* был локализован и картирован в хромосоме 2DL (Johnson et al., 2008). Он, в противоположность гену *Q*, воздействует на растение, уменьшая длину колоса и стебля, в результате чего развивается низкорослое растение с плотным колосом (Johnson et al., 2008). Признак доминантен по отношению к обычному колосу мягкой пшеницы. У полученных независимо нескольких мутантов мягкой и твердой пшеницы в хромосоме 5A обнаружены также доминантные мутации с аналогичным гену *C* фенотипическим проявлением (Kosuge et al., 2008, 2012). Однако они не аллельны гену *C*.

В этой работе впервые изучены взаимодействие и положение относительно друг друга на хромосоме 5AL двух доминантных генов с противоположным эффектом на морфологию колоса и стебля. Из данных наших таблиц следует, что ген *C<sup>17648</sup>* частично эпистатичен по отношению к генам *Q<sup>S</sup>* и *Q*. Согласно данным табл. 2–4, длина колоса и индекс плотности у гибридов F<sub>1</sub> уклонялись в сторону родительской формы с компактным колосом. В F<sub>2</sub> большинство растений было компактоидного типа (см. табл. 5) во всех изученных гибридных комбинациях. Действие гена *C<sup>17648</sup>* выражалось в значительном уплотнении колоса, особенно его верхушки. В меньшей степени его действие сказывалось на длине стебля, период роста которого происходит значительно позже периода закладки колоса. Можно предположить, что активность гена *C<sup>17648</sup>* имеет свой временной пик при формировании колоса на стадии кущения, впоследствии она ослабевает. Наиболее активно ген *C<sup>17648</sup>* проявил себя на первичном побеге, который имел, как правило, меньшую длину и более компактный колос, чем вторичные и третичные побеги. По мере ослабления экспрессии гена *C<sup>17648</sup>* сильнее выражалось действие генов *Q<sup>S</sup>* и *Q*. Фенотипически это проявлялось через удлинение основания колоса и особенно стебля. Следует отметить, что действие гена *C<sup>17648</sup>* не распространялось на признак «число колосков», который в гибридах уклонялся в сторону спельтоидного родителя.



**Fig. 3.** Schematic location of genes *Vrn-1*, *Q*, *Q<sup>S</sup>*, *C<sup>17648</sup>* and *B1* on chromosome 5AL in the studied lines (according to Kato et al., 1998; Simonov et al., 2009; Kosuge et al., 2012) without considering the distances between genes.

c, centromere.

Взаимное расположение изучавшихся генов в исследованном генетическом материале представлено на рис. 3. Из наших предыдущих исследований известно, что озимая линия 84/98<sup>w</sup> несет большую интрогрессию в хромосоме 5A (а возможно, и полное замещение) от хромосомы 5S вида *Ae. speltoides*, осложненной наличием инверсии в районе генов *vrn-S1–b1* (Симонов и др., 2009). Это существенно затрудняло получение ярового аналога озимой линии 84/98<sup>w</sup> путем скрещивания ее с яровой линией 170/98i из коллекции «Арсенал». Первое гомозиготное яровое спельтоидное растение удалось получить только в пятом поколении, оно и стало родоначальником яровой спельтоидной линии Rodina *Q<sup>S</sup>*. В данной работе также не выявлена рекомбинация в этой области хромосомы 5AL при скрещивании линии 84/98<sup>w</sup> с яровой изогенной линией ANBW-5A. Яровая линия Rodina *Q<sup>S</sup>* несет в хромосоме 5A меньший интрогрессированный участок в сравнении с озимой линией 84/98<sup>w</sup>, что дает возможность ограниченной рекомбинации гомологичных хромосом (рис. 3). Хромосома 5AL спелты имеет обычный порядок генов. Из анализа F<sub>2</sub> *T. spelta* Grey × ANBW-5A и F<sub>2</sub> Rodina *Q<sup>S</sup>* × ANBW-5A следует, что гены *Q* или *Q<sup>S</sup>* находятся на значительном расстоянии от гена *C<sup>17648</sup>*, поскольку были получены рекомбинанты с нормальным колосом в этих популяциях (см. табл. 6). Это согласуется с данными, полученными ранее для мягкой пшеницы (Kosuge et al., 2012).

Однако в наших опытах была обнаружена определенная зависимость наследования безостости/оститости от формы колоса. Генетическим анализом показано, что среди гибридов F<sub>2</sub> 84/98<sup>w</sup> × ANBW-5A не было растений спельтоидных безостых или остистых с компактным колосом (табл. 7). Это говорит о затрудненной рекомбинации в связи с инверсией интрогрессированного участка. В сравнении с линией 84/98<sup>w</sup>, линия Rodina *Q<sup>S</sup>* несет меньший интрогрессированный участок, и рекомбинанты среди F<sub>2</sub> Rodina *Q<sup>S</sup>* × ANBW-5A с безостым спельтоидным и остистым компактным колосом были получены, хотя их число ниже теоретически ожидаемого. Следовательно, рекомбинация на данном участке затруднена в меньшей

степени. Однако среди спельтоидных растений популяций  $F_2$  *T. spelta* Grey  $\times$  ANBW-5A тоже были обнаружены избыток остистых и нехватка безостых растений (табл. 7). Данное отклонение не связано с интрогрессией. Это явление нуждается в дополнительном исследовании.

Таким образом, установлено эпистатическое действие гена  $C^{17648}$  на гены  $Q^S$  и  $Q$ , выражающееся в уменьшении длины колоса и уплотнении его верхушки, а также в некотором уменьшении длины стебля. Множественный эффект гена на фенотип растения позволяет отнести его к группе генов «большой морфологии». Не было обнаружено влияния этого гена на число колосков. Двусторонняя трансгрессия признаков колоса в  $F_2$  предполагает присутствие в геноме пшеницы дополнительных минорных генов-модификаторов формы колоса и длины стебля.

### Acknowledgments

The authors are grateful to Yulia Gulyako for assistance in the collection and phenotyping of hybrid spikes.

This work was supported by State budgeted project VI.53.1.3.

### Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

### References

- De Faris J., Fellers J.P., Brooks S.A., Gill B.S. Bacterial artificial chromosome contig spanning the major domestication locus  $Q$  in wheat and identification of a candidate gene. *Genetics*. 2003;164:311-321.
- Dospekhov B.A. Metodika polevogo opyta (s osnovami statisticheskoy obrabotki rezultatov issledovaniy) [Methods of Field Experiments and Fundamentals of Statistical Evaluation]. Moscow, Agropromizdat, 1985.
- Filipchenko A.Yu. Genetika myagkikh pshenits. Pod red. V.F. Lyubimovoy [Genetics of Common Wheats. Ed. by V.F. Lyubimova]. Moscow, Nauka, 1979.
- Gil-Humanes J., Pistón F., Martín A., Barro F. Comparative genomic analysis and expression of the APETALA2-like genes from barley, wheat, and barley-wheat amphiploids. *BMC Plant Biol*. 2009;9:66. DOI 10.1186/1471-2229-9-66
- Goncharov N.P. Sravnitel'naya genetika pshenits i ikh sorodichey [Comparative Genetics of Wheats and Their Related Species]. Novosibirsk, Sib. univ. izd-vo, 2002.
- Johnson E.R., Nalam V.J., Zemetra R.S., Riera-Lizarazu O. Mapping the compactum locus in wheat (*Triticum aestivum* L.) and its relationship to other spike morphology genes of the Triticeae. *Euphytica*. 2008;163:193-201. DOI 10.1007/s10681-007-9628-7
- Kato K., Miura H., Akiyama M., Kuroshima M., Sawada S. RFLP mapping of three major genes,  $Vrn1$ ,  $Q$  and  $B1$  on the long arm of chromosomes 5A of wheat. *Euphytica*. 1998;101:91-95.
- Kosuge K., Watanabe N., Kuboyama T., Melnik V.M., Yanchenko V.I., Rosova M.A., Goncharov N.P. Cytological and microsatellite mapping of mutant genes for spherical grain and compact spike in durum wheat. *Euphytica*. 2008;159:289-296. DOI 10.1007/s10681-007-9488-1
- Kosuge K., Watanabe N., Melnik V.M., Laikova L.I., Goncharov N.P. New sources of compact spike morphology determined by the genes on chromosome 5A in hexaploid wheat. *Genet. Resour. Crop Evol*. 2012;59:1115-1124. DOI 10.1007/s10722-011-9747-9
- Lapochkina I.F. Genetic diversity of "Arsenal" collection and its use in wheat breeding. Abstr. Int. Appl. Sci. Conf. "Genetic Resources of Cultural Plants". St. Petersburg. November 13-16, 2001:133-135.
- McFadden E.S., Sears E.R. The origin of *Triticum spelta* and its free-threshing hexaploid relatives. *Heredity*. March. 1946;XXXVII(3):81-89. (Continued from the March Issue) *Heredity*. March. 1946;XXXVII(4):107-115.
- McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J., Roger J., Morris C., Appels R., Xia X.C. Catalogue of Gene Symbols for Wheat. 12<sup>th</sup> Int. Wheat Genetics Symp. Yokohama. Japan. 8-13 September. 2013.
- Rokitskiy P.F. Vvedenie v statisticheskuyu genetiku [Introduction to Statistical Genetics]. Minsk, Vysheyschaya shkola, 1974.
- Simonov A.V., Pshenichnikova T.A. Chromosomal localization of the speltoidy gene, introgressed into bread wheat from *Aegilops speltoides* Tausch., and its interaction with the  $Q$  gene of *Triticum spelta* L. *Genetika=Genetics (Moscow)*. 2012;48(11):1306-1313.
- Simonov A.V., Pshenichnikova T.A., Lapochkina I.F. Genetic analysis of the traits introgressed from *Aegilops speltoides* Tausch. to bread wheat and determined by chromosome 5A genes. *Genetika=Genetics (Moscow)*. 2009;45(7):913-919.
- Simons K.J., Fellers J.P., Trick H.N., Zhang Z., Tai Y.-S., Gill B.S., Faris J.D. Molecular characterization of the major wheat domestication gene  $Q$ . *Genetics*. 2006;172:547-555.