

<https://doi.org/10.3176/biol.1974.3.02>

УДК 5757 1/3+581.167:633.11

Велло ЯАСКА

## ПРОИСХОЖДЕНИЕ ТЕТРАПЛОИДНЫХ ПШЕНИЦ ПО ДАННЫМ ЭЛЕКТРОФОРЕТИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ ФЕРМЕНТОВ

Разработка новых научно-обоснованных методов селекции пшениц требует детального изучения генетической природы и структуры их генома. Это в свою очередь предполагает выяснение происхождения и установление диплоидных предшественников современных полиплоидных пшениц.

Кариоморфологическими и цитогенетическими исследованиями установлено (Kihara, 1924; Lilienfeld, Kihara, 1934 и др.), что в состав генома тетраплоидных пшениц входят два гомеологических, т. е. лишь частично гомологичных (Sears, 1952) диплоидных генома. В результате изучения конъюгации хромосом в мейозе у межвидовых гибридов пшениц разного уровня плоидности было найдено (Kihara, 1924; Sax, 1922), что один из геномов тетраплоидной пшеницы, обозначенный как геном *A*, гомологичен геному диплоидной пшеницы. Тем самым было установлено участие диплоидной пшеницы в происхождении тетраплоидных в качестве предшественника и донора генома *A*.

Вопрос о происхождении генома *B* тетраплоидных пшениц долгое время считали нерешенным несмотря на то, что еще в 1929 г. было обнаружено (Jenkins, 1929) образование семи бивалентов в мейозе гибридов между диплоидным эгилопсом *Aegilops speltoides* Tausch и тетраплоидной пшеницей *T. turgidum* L. Однако этот факт, по-видимому, остался незамеченным исследователями филогенеза пшениц и лишь в 1956 г. на основании сравнительного морфологического изучения тетраплоидных пшениц и их возможных диплоидных предшественников выдвигается (Sarkar, Stebbins, 1956) гипотеза об участии диплоида *Ae. speltoides* var. *ligustica* в происхождении тетраплоидных пшениц в качестве донора генома *B*. В дальнейшем эту гипотезу подкрепили цитогенетические и кариоморфологические данные (Riley, Chapman, 1958) и молекулярно-генетические исследования, где в качестве генетических маркеров геномов пользовались ферментами (Bhatia, 1968; Jaaska, 1969; Jaaska, Jaaska, 1970) и белками семян (Конарев и др., 1970, 1971).

Таким образом, цитогенетические, кариоморфологические и молекулярно-генетические исследования привели к выводу об аллополиплоидной природе происхождения тетраплоидных пшениц с диплоидной пшеницей и *Ae. speltoides* Tausch в качестве диплоидных предшественников и доноров геномов *A* и *B* соответственно. Однако не все исследователи убеждены в этом и некоторые придерживаются иных взглядов. В частности, снова выдвигается (Горгидзе, 1968, 1973; Менабде, 1971; Johnson,

1972) гипотеза об аутоплоидном происхождении тетраплоидных пшениц из диплоидной с последующей дивергенцией двух составных геномов в результате мутационных и гибридизационных процессов на полиплоидном уровне.

В наших предыдущих исследованиях (Jaaska, 1969; Jaaska, Jaaska, 1970), где в качестве генетических маркеров геномов пшениц использовались изоферменты, были получены данные в пользу аллополиплоидной природы тетраплоидных пшениц с диплоидной пшеницей и *Ae. speltooides* Tausch в качестве доноров геномов. В частности, было обнаружено, что в характерном для полиплоидных пшениц триплексе быстро движущихся изоэстераз крайние по электрофоретической подвижности оказались сходными с изоэстеразами диплоидной пшеницы и *Ae. speltooides* Tausch (Bhatia, 1968; Jaaska, 1969; Mitra, Bhatia, 1971). Было также показано (Jaaska, 1970), что среди всех диплоидных видов эгилопсов только *Ae. speltooides* обладает изофосфатазами, которые электрофоретически сходны с изофосфатазами, детерминируемыми геномом *B* тетраплоидных пшениц.

Все эти данные, однако, получены на основе изучения лишь отдельных образцов диплоидов. Поскольку в ряде случаев наблюдается внутривидовой полиморфизм изоферментов, то наши предыдущие исследования не исключают возможности обнаружения у диплоидной пшеницы форм с изоферментами, сходными с изоферментами генома *B* тетраплоидных пшениц, и, таким образом, подходящих в качестве донора генома *B* по аутоплоидной модели. Поэтому в настоящей работе предпринято более обстоятельное изучение степени внутривидовой изменчивости у диплоидной пшеницы и у диплоидных эгилопсов — возможных доноров генома *B* *Ae. speltooides*, *Ae. bicornis* и *Ae. mutica* — изоферментов кислот фосфатазы и эстеразы, которые, по данным наших предыдущих исследований, оказались подходящими генетическими маркерами составных геномов тетраплоидных пшениц.

#### Материал и методика

**Растительный материал.** 1. Дикорастущая диплоидная пшеница *T. boeoticum* Boiss. s. lat. (incl. *T. thaouidar* Reut.). Изучались 22 коллекционных (репродукционных) образца, полученные от М. М. Якубцинера и Э. Ф. Мигушовой из отдела пшеницы Всесоюзного научно-исследовательского института растениеводства им. Н. И. Вавилова (ВИР, Ленинград). Они включали 13 образцов турецкого происхождения (коллекционные номера: К-14384, К-18398, К-18399, К-18400, К-18403, К-27134, К-27141, К-27148, К-27153, К-27154, К-27155, К-27161 и К-45024), два образца из Ирака (К-40117 и К-40118), две коллекции из Армении (К-25811 и К-28132), две коллекции из Нахичеванской АССР (К-28239 и К-30213), две из Азербайджанской ССР (К-28273 и К-30123) и одну из Крыма (№ 267913). Три образца (М 15/2, М 18/2 и М 25/1) из трех разных районов Азербайджанской ССР были получены от И. Д. Мустафаева (Институт генетики АН Азерб. ССР, г. Баку). Кроме того, изучали 14 оригинальных образцов, собранных в 1971 г. Э. Ф. Мигушовой и автором из разных локальных популяций в Армянской ССР (9 образцов) и в Нахичеванской АССР (5 образцов), и три образца, собранных Д. Дьюи (Утах, США) в 1972 г. в двух районах Ирана.

2. Дикорастущая диплоидная пшеница *T. urartu* Thum. em. Gandilian. Изучали три коллекционных образца из ВИР (К-33869, К-33870 и К-33871) и один оригинальный образец LJ 58/72, собранный в 1972 г. П. Гандильяном (Армсельхозинститут, г. Ереван) и автором в районе бывшего селения Шорбулага юго-восточнее г. Еревана (Армянская ССР). Кроме того, среди четырех образцов дикорастущей диплоидной пшеницы, собранных Д. Дьюи в Иране, один был идентифицирован по энзимограммам ферментов как *T. urartu*.

3. Культурная диплоидная пшеница *T. monosocum* L. s. str. Изучали три образца ВИР (К-35915, происходящий из Грузинской ССР, К-39420 из Албании и К-38079 из Болгарии), образец М 302/1, присланный И. Д. Мустафаевым (г. Баку) и происходящий из Лачинского района Азербайджанской ССР, и один образец (var. *hornemanni*) из грузинской эндемичной популяции Зандури, присланный Л. Л. Декапрелевичем (г. Тбилиси, Грузинская ССР).

4. Дикорастущая тетраплоидная пшеница *T. dicoccoides* (Koern.) Aaronsohn: репродукционные образцы К-20403, К-23664, К-5198, К-5199, К-5201, К-17256, К-26117, К-26118, К-41965 и К-41966 из Израиля, образец К-42632 из Ирака и К-17157 из Сирии.

5. Дикорастущая тетраплоидная пшеница *T. araraticum* Jakubcz.: репродукционные образцы К-28239, К-28244, К-28280, К-30210, К-30216, К-30234 и К-30240 из Нахичеванской АССР, К-30258 и К-31828 из Армянской ССР, К-39098, К-31121 и К-31123 из Азербайджанской ССР и К-40120, К-40121, К-40123 и К-41907 из Ирака. Кроме того, изучали оригинальные образцы LJ 9/71 и LJ 56/72, собранные соответственно в Азербайджанской и Армянской ССР.

6. Культурная тетраплоидная пшеница *T. turgidum* (L.) Thell., включая линнеоны (таксономические виды) *T. turgidum* L. s. str. (образец К-44548), *T. polonicum* L. (К-40162), *T. durum* Desf. (К-41652), *T. dicoccum* (Schrank) Schuebl. (К-7349 и К-21582), *T. carthlicum* Nevski (К-14027 и К-18013) и *T. palaeo-colchicum* Men. (К-28162 и К-38549).

7. Культурная тетраплоидная пшеница *T. timopheevi* Zhuk. s. str.: образцы К-29548 и К-38555 (var. *typicum* и var. *viticulosum*) и репродукция образца Л. Л. Декапрелевича.

8. *Ae. speltooides* Tausch, syn. *T. speltooides* (Tausch) Gren. ex Richter, incl. *Ae. aucheri* Boiss. et *Ae. ligustica* (Savign.) Cosson.: коллекционные образцы G 616, G 711 и G 978 турецкого происхождения и образцы G 712, G 724 и G 768 иракского происхождения, любезно присланные нам Б. Л. Джонсоном из Калифорнийского университета, а также образцы К-2, К-198 и К-459 неустановленного происхождения из ВИР.

9. *Ae. mutica* Boiss., syn. *T. tripsacoides* (Jaub. et Spach) Bowden: изучали коллекционные образцы К-200 и К-645 из ВИР и оригинальный образец LJ 59/72, собранный 16 августа 1972 г. П. Гандильяном (Армсельхозинститут, г. Ереван) и автором юго-восточнее г. Еревана в районе старинного селения Шорбулага (Армянской ССР).

10. *Ae. bicornis* (Forssk.) Jaub. et Spach, syn. *T. bicornis* Forssk.: изучали коллекционные образцы G 594, G 1298 и G 1299 из Израиля и G 1423 и G 1424 из Египта, полученные от Б. Л. Джонсона (Калифорнийский университет, США).

11. *Ae. longissima* Schweinf. et Muschl., incl. *Ae. sharonensis* Eig.: изучали образцы К-378 (*longissima* s. str.) и К-203 (*sharonensis*) неизвестного происхождения из коллекции ВИР.

12. Гибриды *T. araraticum* К-30268 × *T. boeoticum* К-18399, *T. araraticum* К-30216 × *T. boeoticum* К-27154, *T. boeoticum* No. 201 × *T. araraticum* К-30216, *T. araraticum* К-41907 × *T. boeoticum* К-27154, *T. boeoticum* К-40117 × *T. araraticum* К-40121, *T. araraticum* К-30234 × *T. palaeo-colchicum* и *T. palaeo-colchicum* × *T. araraticum* К-31628. Семена перечисленных гибридов  $F_0$  поколения были любезно предоставлены для нашего исследования сотрудником отдела пшеницы ВИР А. А. Филатенко.

13. Нуллисомики гексаплоидной пшеницы *T. aestivum* L.: изучали нулли-4В/тетра-4Д, нулли-4В/тетра-4А, нулли-4Д/тетра-4А и нулли-4Д/три-4В, полученные от Э. Р. Сирса (ун-т Миссури, США).

**Биохимические методы.** Семена проращивались в темноте при 26 °С на фильтровальной бумаге, смоченной 2 мМ раствором нитрата кальция. Колеоптиль вместе с первым листом от 3—4-дневного проростка или в отдельности стебель и лист от 6—8-дневного проростка гомогенизировали с помощью стеклянной палочки в небольших тиглях с 0,2 мл свежеприготовленной буферной смесью, состоящей из 0,05 М трис-гидроксиметил-аминометана (*трис*), 0,04 М аскорбиновой кислоты, 0,005 М цистина и 0,001 М

ЭДТА- $\text{Na}_2\text{Mg}$ . Клеточные волокна отжимали и удаляли и к экстрактам примешивали по 40 мг сахарозы и 10 мг сефадекса G-200. Полученные таким образом ферментные экстракты сразу подвергали электрофорезу в пластинках полиакриламидного геля ( $60 \times 45 \times 3$  мм) по методике, описанной нами ранее (Яаска, Яаска, 1973).

После электрофореза гели выдерживали 30 мин в 0,2 М малеатном буфере с pH 5,2 для снижения pH в гелях и окрашивали в гистохимических реакционных смесях, содержащих в 0,1 М малеатном буфере с pH 5,2—5,4 (для фосфатаз) или 6,0—6,2 (для эстераз) 1 мМ гексаазотированного основного фуксина (или тетраазотированного о-диапизидина) и 0,2 мг/мл 1-нафтилфосфата или 1-нафтилацетата в качестве субстратов для кислой фосфатазы и эстеразы соответственно. Гели фиксировали и хранили в смеси этиловый спирт—вода—конц. HCl (10:39:1) и фотографировали в диффузном свете (на пластинке молочно-белого органического стекла) на фотопленку «Микрат-200». Полученные электрофореграммы гистохимически окрашенных ферментов в полиакриламидных гелях и их фотографии в дальнейшем названы энзимограммами. Локализация окрашенных зон ферментативной активности характеризуется дистанцией миграции ( $D_m$ ), выраженной в произвольно выбранных единицах по шкале на левой стороне энзимограммы (рисунка). Все энзимограммы увеличены фотографически до стандартной величины по значениям  $D_m$  маркерных зон подобранных образцов отдельных видов на одном геле. Каждая энзимограмма, обозначенная на рисунках арабской цифрой, получена электрофорезом ферментного экстракта из отдельного индивида (проростка или его части). Выявляемые на энзимограммах дискретными фракциями множественные молекулярные формы фермента названы изоформами фермента (Яаска, Яаска, 1973), в данном случае сокращенно изофосфатазами и изоэстеразами.

## Результаты

**Эстеразы.** При электрофорезе в полиакриламидном геле эстеразы молодых проростков диплоидных пшениц, как видно из энзимограмм 1—12 на рис. 1, разделяются во множество молекулярных форм — изоэстераз, различающихся по электрофоретической подвижности и, судя по интенсивности окрашивания зон, по относительной активности.

Электрофоретически наиболее дискретные фракции, выявляющие четкую изменчивость среди образцов и таксонов диплоидных пшениц, обнаруживаются в группе быстродвижущихся изоэстераз с дистанциями миграции ( $D_m$ ) от 4,0 до 5,1. В этой группе выделяется доминирующая по интенсивности окрашивания и относительной активности эстераза, встречающаяся в виде двух электрофоретических изоформ с  $D_m$  около 4,5 (энзимограммы 1, 2, 6, 9 и 11) и 4,6 (энзимограммы 3—5, 10 и 12). В дальнейшем эта эстераза обозначена Est A, ее быстро- и медленнодвижущиеся электрофоретические варианты — Est A<sub>a1</sub> ( $D_m$  4,6) и Est A<sub>a2</sub> ( $D_m$  4,5), а соответствующие им аллели — курсивом.

Эстераза A обнаруживалась в высокоактивном виде в проростках всех таксонов диплоидной пшеницы, за исключением *T. urartu* Thum. em. Gandilian, у которой, как видно по энзимограммам 7—8 рис. 1, она отсутствует и вместо нее выявляется изоэстераза со значительно более медленной электрофоретической подвижностью ( $D_m$  около 4,0). Качественно одинаковые энзимограммы эстеразы характерны для проростков всех трех изученных коллекционных образцов *T. urartu* из отдела пшеницы ВИР, а также проростков, выращенных из семян отдельных растений *T. urartu*, собранных из природной популяции юго-восточнее г. Еревана. Несмотря на то, что в этой популяции *T. urartu* растет вместе с *T. boeoticum* и что последний вид в ней по численности преобладает, на энзимограммах эстеразы отдельных индивидов *T. urartu* никогда не была найдена Est A, характерная для *T. boeoticum*. Это указывает на отсутствие обмена генами между *T. urartu* и *T. boeoticum* в еди-

ной популяции и подтверждает обоснованность выделения *T. urartu* в ранг биологического вида, генетически изолированного от *T. boeoticum*. Способ изоляции генофондов этих двух видов диплоидной пшеницы предстоит выяснить.

Итак, полученные данные показывают, что *T. urartu* четко отличается от всех остальных таксонов диплоидной пшеницы по энзимограмме эстеразы и по ней легко определима. Так, *T. urartu* по энзимограмме эстеразы была обнаружена среди образцов диплоидной пшеницы, собранных Д. Дьюи (г. Логан, США) в Иране (6 км западнее г. Доруда в Шестом Эстрене) и присланных нам для изучения. Это является первой находкой *T. urartu* вне пределов Советского Союза и указывает на более обширный ареал этого вида, ранее считавшегося узким эндемиком Армянской ССР.

Из 13 изученных нами образцов *T. boeoticum* турецкого происхождения, включая образцы двуостистой формы var. *thaoudar*, все кроме одного образца К-45024 имели в проростках медленнодвижущийся электрофоретический вариант эстеразы А — Est A<sub>a2</sub> (см. энзимограммы 1—2 на рис. 1). Эстеразу Est A<sub>a2</sub> имели также оба изученных образца двуостистой однозернянки из Ирака, три образца *T. boeoticum* из Ирана и единственный образец из Крыма. Среди 23 изученных образцов *T. boeoticum* из советских закавказских республик 10 имели эстеразу Est A<sub>a1</sub> и 10 — Est A<sub>a2</sub>. В остальных трех популяциях, собранных в Армянской ССР, помимо индивидов (проростков), имевших лишь одну из двух электрофоретических форм эстеразы А, были обнаружены и единичные индивиды, имеющие в проростках одновременно обе формы — Est A<sub>a1</sub> и Est A<sub>a2</sub>. Это позволяет с весьма большой вероятностью предполагать, что изоэстеразы Est A<sub>a1</sub> и Est A<sub>a2</sub> являются аллоэнзимами, т. е. они контролируются двумя разными аллелями одного локуса. Индивиды с обеими электрофоретическими формами эстеразы, по всей вероятности, являются гетерозиготами, а индивиды лишь с одной формой из двух — гомозиготами относительно локуса эстеразы А.

Большинство коллекционных и природных популяций *T. boeoticum* (39 из 42 изученных) оказались мономорфными относительно одного из двух аллелей локуса эстеразы А и лишь в немногих наблюдается внутрипопуляционный полиморфизм аллозимов эстеразы А. При этом аллель Est A<sub>a2</sub>, видимо, преобладает в более южных районах ареала *T. boeoticum* — в Турции, Ираке и Иране, тогда как в более северных районах ареала — в Армянской ССР, Нахичеванской АССР и Азербайджанской ССР в равной мере представлены оба аллеля.

Все пять изученных нами образцов культурной однозернянки *T. monosocum* L., несмотря на их происхождение из разных географических районов — Закавказья, Болгарии и Албании, оказались мономорфными относительно аллеля Est A<sub>a1</sub> (энзимограммы 3—5 на рис. 1). Это свидетельствует о значительной генетической стабильности аллеля Est A<sub>a1</sub> в течение всего периода отбора и распространения культурной однозернянки и указывает на ее происхождение из формы дикой однозернянки, носящей тот же аллель Est A<sub>a1</sub> и распространенной в Закавказских республиках.

Кроме доминирующей эстеразы А, в группе быстро движущихся эстераз однозернянки встречаются еще, как правило, менее активные изоэстеразы с D<sub>m</sub> около 4,3 и 5,1 (см. энзимограммы 1—12 на рис. 1). Изоэстераза с D<sub>m</sub> около 4,3 характерна для большинства образцов однозернянки. У некоторых образцов она, однако, либо отсутствует, либо вместо нее наблюдается изоэстераза с более медленной электрофоретической подвижностью.

Энзимогаммы эстеразы колеоптилей тетраплоидных пшениц (13, 15 и 17, рис. 1) характеризуются наличием, как правило, трех последовательно расположенных зон быстро движущихся изоэстераз, т. е. триплетом быстро движущихся изоэстераз (см. также Bhatia, 1968; Jaaska, Jaaska, 1969; Jaaska, 1971). Сравнение энзимогамм 11—25 (рис. 1) показывает, что наиболее медленно движущаяся изоэстераза триплета у тетраплоидных пшениц по своей электрофоретической подвижности точно соответствует изоэстеразе *Est A<sub>а2</sub> T. boeoticum*, тогда как *Est A<sub>а1</sub>*, характерная для культурной однозернянки *T. monococcum* и многих популяций дикой однозернянки Закавказья, достоверно имеет несколько большую электрофоретическую подвижность. Вполне очевидно, что донором генома *A* в тетраплоидные пшеницы могли служить биотипы диплоидной пшеницы, имеющие в локусе эстеразы *A* аллель *Est A<sub>а2</sub>*, тогда как биотипы, носящие аллель *Est A<sub>а1</sub>*, в том числе и культурная однозернянка, непригодны для этой роли.

Сравнение энзимогамм 18—19 на рис. 1, в частности, показывает, что *T. monococcum* var. *hornemanni* — диплоидный компонент западно-грузинской популяции пшеницы «Зандури» не мог служить донором генома *A* в тетраплоидную культурную пшеницу *T. timopheevi* s. str. из-за несоответствия аллелей эстеразы *A*. Так, в проростках *T. monococcum* var. *hornemanni* имеется эстераза *Est A<sub>а1</sub>*, которая по электрофоретической подвижности отличается от любой быстро движущейся изоэстеразы тетраплоида *T. timopheevi*. В то же время, как видно из энзимогамм 19 и 20 рис. 1, наиболее медленно движущаяся изоэстераза из триплета быстро движущихся изоэстераз *T. timopheevi* по электрофоретической подвижности точно соответствует изоэстеразе *Est A<sub>а2</sub>* дикорастущей диплоидной пшеницы *T. boeoticum*.

Из сравнения энзимогамм 14—25 (рис. 1) видно, что доминирующая по активности быстро движущаяся эстераза проростков диплоидного вида эгилопса *Ae. speltoides* Tausch (энзимогаммы 16, 21 и 24), которую мы условно обозначим *Est A<sub>в</sub>*, по своей электрофоретической подвижности отличается от обеих форм эстеразы *A* диплоидной пшеницы, но точно соответствует наиболее быстро движущейся изоэстеразе в триплете эстераз тетраплоидных пшениц. Это свидетельствует, как указывалось уже в предыдущих исследованиях (Bhatia, 1968; Jaaska, Jaaska, 1969; Mitra, Bhatia, 1971), о наличии в составе генома тетраплоидных пшениц генома *B*, дивергентного от генома *A* и происходящего от диплоидного эгилопса *Ae. speltoides* Tausch или от близкородственного к нему таксона.

Природа третьей изоэстеразы в триплете быстро движущихся эстераз тетраплоидных пшениц, которая имеет среднюю электрофоретическую подвижность между двумя крайними изоэстеразами *Est A<sub>а2</sub>* и *Est A<sub>а1</sub>*, остается точно невыясненной. Весьма вероятно, что эта изоэстераза, как предполагалось (Mitra, Bhatia, 1971), образуется в результате комбинирования субъединиц эстераз *Est A<sub>а2</sub>* и *Est A<sub>в</sub>* в димерной молекуле эстеразы в гетеромерную, «гибридную» структуру.

Наличие триплета быстро движущихся изоэстераз на энзимогаммах характерно для подавляющего большинства таксонов и образцов тетраплоидных пшениц. При этом электрофоретическая подвижность изоэстераз триплета является постоянной и одинаковой для всех видов тетраплоидных пшениц как культурных, так и дикорастущих. Это служит свидетельством их одинаковой геномной природы.

У отдельных образцов дикорастущей тетраплоидной пшеницы *T. dicoccoides* палестинского происхождения наблюдалось, как видно по энзимогаммам 30, 32 и 33 (рис. 1), полное или почти полное подавление

изоэстеразы генома *B* — Est  $A_b$  и одновременно полное подавление образования «гибридной» эстеразы триплета. На энзимограммах этих образцов обнаруживалась лишь эстераза Est  $A_{a2}$ , характерная для дикорастущей диплоидной пшеницы *T. boeoticum* и для генома *A* тетраплоидных пшениц.

На энзимограммах эстеразы некоторых единичных образцов дикорастущей тетраплоидной пшеницы *T. araraticum* иракского и азербайджанского происхождения мы наблюдали одновременное наличие обеих изоэстераз генома *A* — Est  $A_{a1}$  и Est  $A_{a2}$ , но у подавляющего большинства образцов *T. araraticum*, как и у остальных видов тетраплоидных пшениц встречалась лишь изоэстераза Est  $A_{a2}$ .

В ходе роста и развития проростка пшеницы в молодое растение наблюдались весьма существенные количественные сдвиги в активности отдельных изоэстераз. В частности, в значительной мере усиливается активность изоэстераз, имеющих среднюю электрофоретическую подвижность. Кроме того, в более старых проростках и в листьях молодых растений многих образцов диплоидной пшеницы наблюдалось образование, в дополнение к эстеразе *A*, доминирующей по активности в зародыше и в молодых проростках на стадии колеоптиля, высокоактивной изоэстеразы с более высокой электрофоретической подвижностью. Такой дополнительной изоэстеразой в проростках диплоидной пшеницы является, например, эстераза с  $D_m$  около 4,9 на энзимограмме 4 (рис. 1). Электрофоретическая подвижность этой изоэстеразы, характерной для листевой части проростка, несколько варьировала у изученных образцов диплоидной пшеницы, указывая на наличие внутривидового полиморфизма. В результате образования и усиления активности дополнительных быстро движущихся изоэстераз энзимограмма эстеразы листьев диплоидной пшеницы усложняется по сравнению с таковой у зародыша и колеоптиля и в отдельных случаях приобретает внешнее сходство с энзимограммой тетраплоидной пшеницы.

Внутривидовая изменчивость между образцами и различия между видами диплоидных и тетраплоидных пшениц наблюдались и в группе эстераз средней электрофоретической подвижности, расположенных на энзимограммах в зоне значений  $D_m$  от 1,5 до 3,0. Нечеткое разделение индивидуальных изоэстераз в этой группе и значительные сдвиги в их активности по мере роста проростка затрудняют интерпретацию данных и требуют более детального исследования. Следует все же отметить достаточно четкое качественное отличие *T. araraticum* (энзимограмма 25 на рис. 1) от *T. timopheevi* (энзимограмма 19) и от всех тетраплоидов группы эммеров (энзимограммы 23 и 26—34) по наличию дублета изоэстераз с  $D_m$  около 2,8, на что указывалось и ранее (Jaaska, 1971).

Итак, полученные данные свидетельствуют о наличии в геноме всех видов тетраплоидных пшениц структурного гена (цистрона) для быстро движущейся изоэстеразы Est  $A_b$ , которая по электрофоретической подвижности отличается от обоих аллоэнзимов эстеразы *A* диплоидных пшениц, но точно соответствует по этому признаку быстро движущейся эстеразе *Ae. speltoides*. Этот факт может служить веским доказательством в пользу участия *Ae. speltoides* в происхождении тетраплоидных пшениц лишь в том случае, если эстераза Est  $A_b$  по электрофоретической подвижности характерна только для *Ae. speltoides* и отличается от быстро движущихся эстераз других диплоидных видов секции *Sitopsis* рода *Aegilops* L., которые могут служить донором генома *B* в тетраплоидные пшеницы.

Энзимограммы эстераз 1—8 на рис. 2 получены из восьми отдельных проростков *Ae. speltoides* одного коллекционного образца К-2. Видно,

что у *Ae. speltooides* наблюдается значительная внутрипопуляционная индивидуальная изменчивость набора изоформ эстеразы. Особенно значительна она в группе изоэстераз в диапазоне значений  $D_m$  от 1,5 до 3,5, где изменяются в зависимости от индивида число, электрофоретическая подвижность и активность изоэстераз. Такая же значительная индивидуальная изменчивость в группе изоэстераз средней электрофоретической подвижности наблюдалась и у других изученных образцов *Ae. speltooides*. При этом у образцов различного географического происхождения, как видно по энзимограммам 9—14 на рис. 2, отмечались характерные особенности в наборе изоэстераз средней подвижности.

На фоне полученных данных о существенном внутрипопуляционном полиморфизме изоэстераз средней электрофоретической подвижности обращает на себя внимание, как видно и по энзимограммам 1—14 на рис. 2, постоянство электрофоретической подвижности быстродвижущейся доминантной эстеразы *A* у всех без исключения изученных образцов *Ae. speltooides*. Никакого внутривидового полиморфизма эстеразы *A* по признаку электрофоретической подвижности у *Ae. speltooides* не наблюдалось, что свидетельствует о значительном эволюционном консерватизме эстеразы Est  $A_b$  со времен видового обособления *Ae. speltooides*.

Быстродвижущаяся эстераза *Ae. bicornis* — другого диплоидного эгиллопса, внешне-морфологически близкого к *Ae. speltooides*, оказалась также мономорфной, не обнаруживая внутривидового полиморфизма. Электрофоретическая подвижность эстеразы *A* у *Ae. bicornis*, однако, как видно из сравнения энзимограмм 14—16 на рис. 2, несколько, но достоверно меньше подвижности изоэстеразы Est  $A_b$  у *Ae. speltooides*. Таким образом, по признаку электрофоретической подвижности быстродвижущейся доминантной эстеразы *Ae. bicornis* не подходит в качестве донора генома *B* в тетраплоидные пшеницы. Сказанное относится и к *Ae. longissima* и *Ae. sharonensis*, Est *A* которых оказалась электрофоретически идентичной с Est *A* *Ae. bicornis*.

Между отдельными образцами *Ae. bicornis* разного географического происхождения обнаруживались некоторые качественные различия в группе эстераз средней электрофоретической подвижности. Однако внутрипопуляционной индивидуальной изменчивости эстераз этой группы у *Ae. bicornis*, в отличие от *Ae. speltooides*, не наблюдалось.

Диплоидным видом, который по морфологическим особенностям строения хромосом подходил бы донором генома *B* в тетраплоидные пшеницы, является *Ae. mutica* Boiss., syn. *Amblyopyrum muticum* (Boiss.) Eig (Chennaveeraiah, 1960). У быстродвижущейся доминантной эстеразы *A* проростков *Ae. mutica* обнаружен четкий внутрипопуляционный полиморфизм с шестью электрофоретически различимыми фенотипами, соответствующими модели их генетического контроля тремя аллелями в одном локусе. Эти три аллеля в гомозиготном состоянии контролируют три электрофоретически различимых аллоэнзима эстеразы *A*, которые обозначены в порядке уменьшения их электрофоретической подвижности как Est  $A_{m1}$ , Est  $A_{m2}$  и Est  $A_{m3}$ , а их аллели — курсивом. Так, аллель Est  $A_{m3}$  в гомозиготном состоянии детерминирует наличие аллоэнзима Est  $A_{m3}$  с  $D_m$  около 4,9 (энзимограммы 19, 20, 22, 25, 27 и 29 на рис. 2), что несколько меньше подвижности эстеразы Est  $A_b$  у *Ae. speltooides* (энзимограмма 17 на рис. 2) и тетраплоидных пшениц. Аллоэнзимы Est  $A_{m1}$  и Est  $A_{m2}$  имеют весьма близкую электрофоретическую подвижность при  $D_m$  около 5,2 (например, Est  $A_{m2}$  на энзимограмме 21), что, однако, значительно больше подвижности аллоэнзима Est  $A_{m3}$  и любой эстеразы тетраплоидных пшениц.

Гетерозиготные в локусе эстеразы *A* проростки *Ae. mutica* выявляют



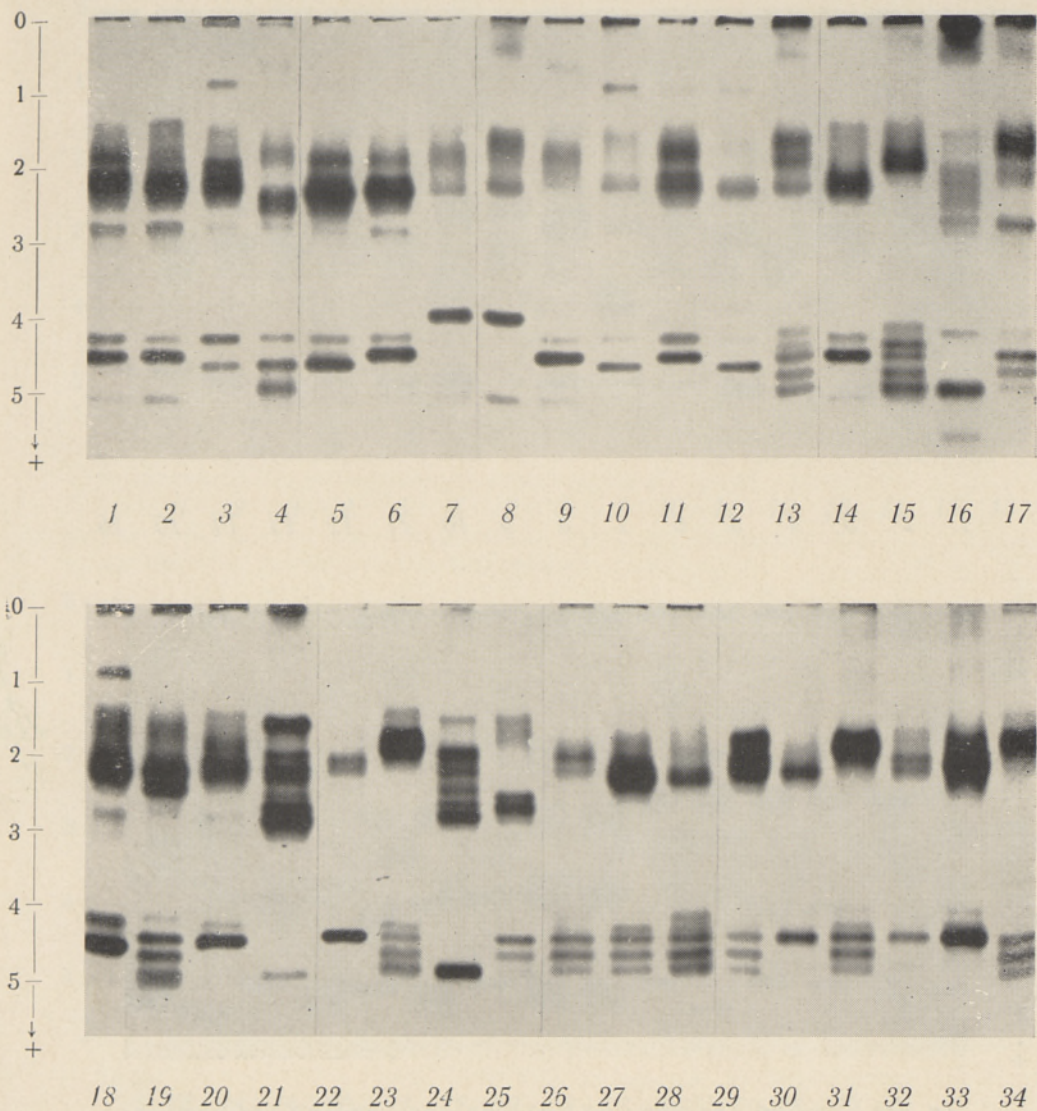
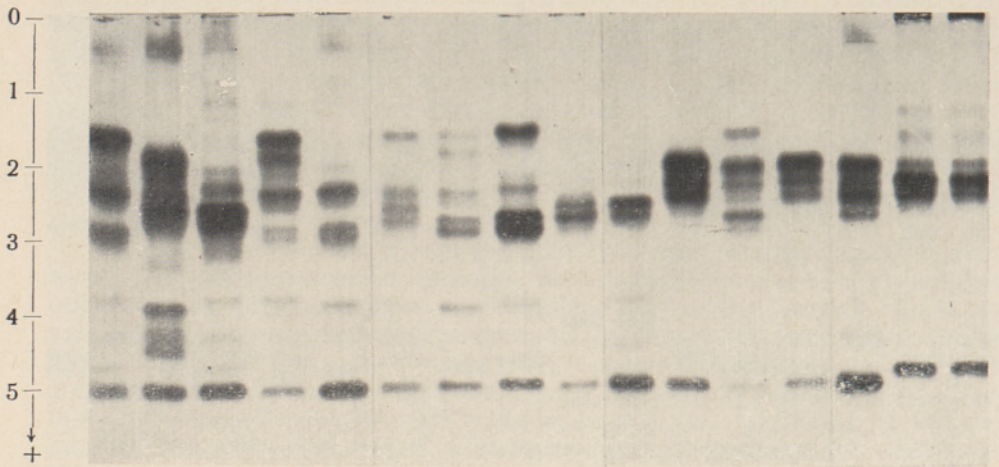
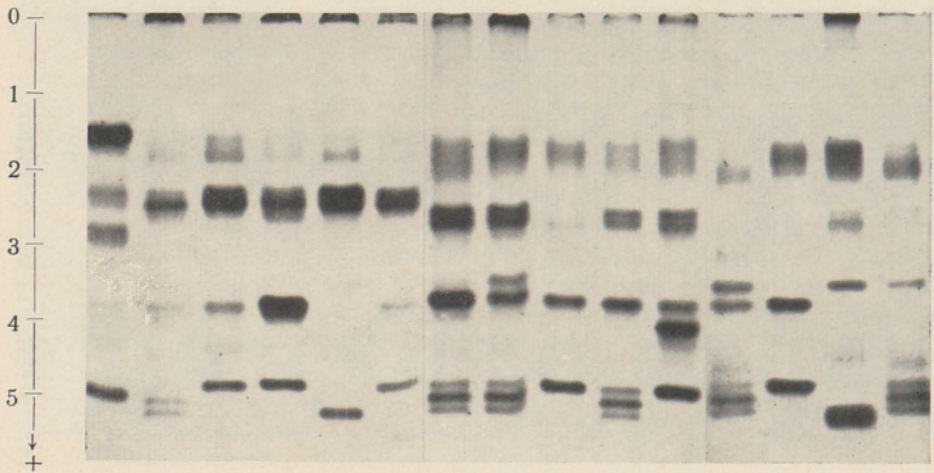


Рис. 1. Энзимограммы эстеразы в полиакриламидном геле: 1 — *T. boeoticum* K-27141, 2 — *T. boeoticum* K-27153, 3 — *T. monococcum* K-35915, 4 — *T. monococcum* K-39420, 5 — *T. boeoticum* LJ-42/71, 6 — *T. boeoticum* K-27153, 7—8 — *T. urartu* LJ-58/72, 9 — *T. boeoticum* K-27159, 10 — *T. boeoticum* LJ-42/71, 11 — *T. boeoticum* K-27148, 12 — *T. boeoticum* LJ-45/71, 13 — *T. dicoccoides* K-28132, 14 — *T. boeoticum* K-27134, 15 — *T. dicoccoides* K-26118, 16 — *Ae. speltoides* K-2, 17 — *T. araraticum* K-30234, 18 — *T. monococcum* var. *hornemanni*, 19 — *T. timopheevi* K-29548, 20 — *T. boeoticum* K-27141, 21 — *Ae. speltoides* K-2, 22 — *T. boeoticum* K-27134, 23 — *T. dicoccoides* K-26118, 24 — *Ae. speltoides* K-2, 25 — *T. araraticum* K-30234, 26 — *T. dicoccoides* K-5198, 27 — *T. dicoccoides* K-26117, 28 — *T. dicoccoides* K-21582, 29 — *T. dicoccoides* K-26117, 30 — *T. dicoccoides* K-5201, 31 — *T. dicoccoides* K-5198, 32 — *T. dicoccoides* K-41965, 33 — *T. dicoccoides* K-17157, 34 — *T. dicoccoides* K-42632.



1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16



17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30 31

Рис. 2. Энзимограммы эстеразы в полиакриламидном геле. *Ae. speltoides*: 1—8 — К-2, 9 — К-453, 10 — К-198, 11 — G-768, 12 — G-712, 13—14 — G-768, 17 — К-2; *Ae. bicornis*: 15—16 — G-1423; *Ae. mutica*: 18—22 — К-200, 23—31 — LJ-59/72.

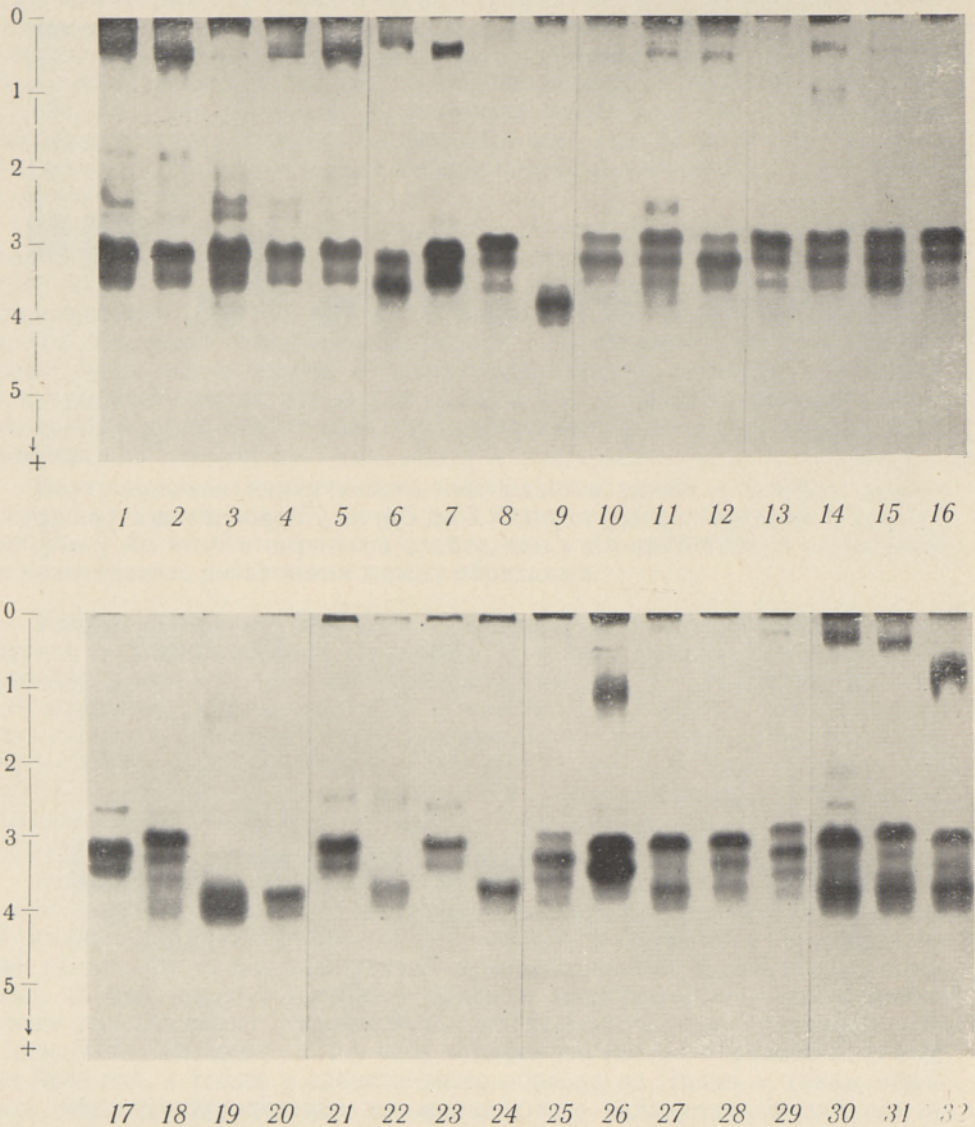
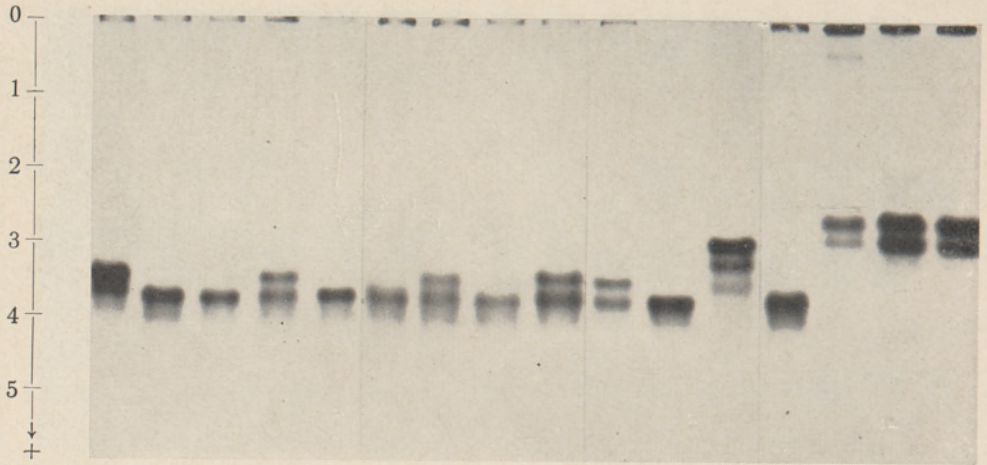
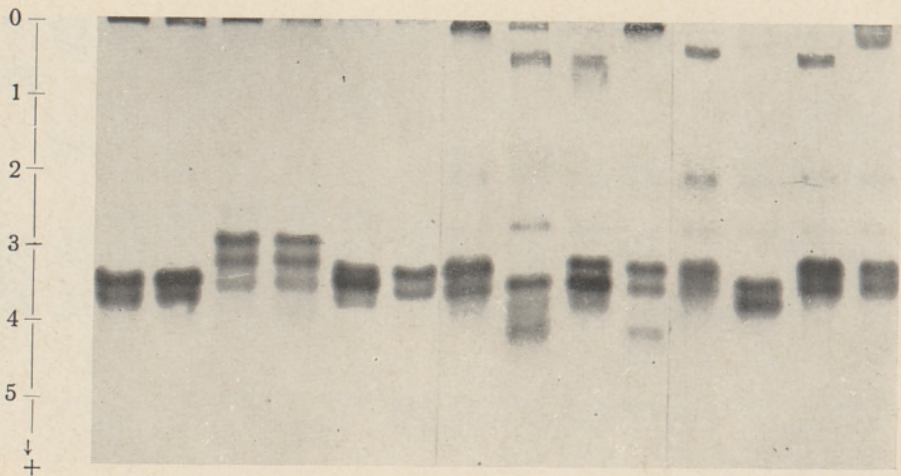


Рис. 3. Энзимограммы кислой фосфатазы в полиакриламидном геле: 1 — *T. boeoticum* LJ-43/71, 2 — *T. boeoticum* K-27154, 3 — *T. boeoticum* K-26239, 4 — *T. monococcum* K-35915, 5 — *T. monococcum* K-39420, 6 — *T. urartu* K-33870, 7 — *T. boeoticum* K-27154, 8 — *T. dicoccoides* K-26118, 9 — *T. araraticum* K-30216, 10 — *T. dicoccoides* K-5198, 11 — *T. dicoccoides* K-26117, 12 — *T. dicoccum* K-21582, 13 — *T. palaeo-colchicum* K-28162, 14 — *T. dicoccoides* K-5201, 15 — *T. dicoccoides* K-5198, 16 — *T. dicoccoides* K-41965, 17 — *T. boeoticum* K-27134, 18 — *T. dicoccoides* K-5198, 19 — *T. araraticum* LJ-56/72, 20 — *Ae. speltoides* G-768, 21 — *T. monococcum* var. *hornemanni*, 22 — *T. timopheevi* K-29548, 23 — *T. boeoticum* K-27134, 24 — *Ae. speltoides* K-2, 25, 29 — *T. carthlicum* K-14027, 26 — *T. boeoticum* K-40117, 27, 30 — *T. araraticum* K-30216 × *T. boeoticum* K-27154, 28 — *T. boeoticum* No. 201 × *T. araraticum* K-30216, 31 — *T. araraticum* K-30234 × *T. palaeo-colchicum*, 32 — *T. araraticum* K-41907 × *T. boeoticum* K-27154.



*i* 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16



17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30

Рис. 4. Энзимогаммы кислой фосфатазы в полиакриламидном геле: 1—11 — *Ae. speltoides* G-978, 12 — *T. dicoccoides* K-26117, 13 — *Ae. speltoides* G-768, 14 — *Ae. bicornis* G-1424, 15 — *Ae. longissima* K-378, 16 — *Ae. sharonensis* K-203, 17—18 — *Ae. speltoides* G-724, 19 — *T. dicoccoides* K-5198, 20 — *T. dicoccoides* K-26117, 21—22 — *Ae. mutica* LJ-59/72, 23—26 — *Ae. mutica* K-200, 27—30 — *Ae. mutica* K-646.

на энзимограммах триплет последовательно расположенных аллоэнзимов, из которых два крайних по электрофоретической подвижности соответствуют аллоэнзимам гомозигот, а средний, по-видимому, является гибридным гетеродимером. Примеры триплетных фенотипов эстеразы *A* у гетерозигот *Est A<sub>m2</sub>/Est A<sub>m3</sub>* представлены на энзимограммах 18, 23, 24, 26, 28 и 31 рис. 2. Аллоэнзимы гетерозигот *Est A<sub>m1</sub>/Est A<sub>m2</sub>* не разделяются друг от друга на энзимограмме (см. 30 на рис. 2) из-за их близких электрофоретических подвижностей и сливаются в одну широкую зону активности.

Кроме быстродвижущейся эстеразы *A*, четкий внутривидовой полиморфизм наблюдается, как видно по энзимограммам 18—30 (рис. 2), и у менее подвижной эстеразы проростков *Ae. mutica*, электрофоретические варианты которой расположены в зоне значений  $D_m$  от 3,5 до 4,2. По своей генетической природе они, вероятно, также представляют серию аллоэнзимов. Учитывая независимый характер сегрегации электрофоретических вариантов обеих групп, можно предполагать, что их полиморфизм обусловлен множественными аллелями в двух разных локусах.

Внутривидовая изменчивость наблюдается также у эстераз, расположенных в диапазоне  $D_m$  от 1,5 до 3. Однако изменчивость этой группы эстераз у *Ae. mutica* выражена слабее, чем у *Ae. speltoides*, и в основном ограничивается различиями между образцами.

**Кислая фосфатаза** молодых проростков диплоидных пшениц выявляется на энзимограммах (1—7; рис. 3) в виде дублета близкорасположенных, доминирующих по активности изоформ со средней электрофоретической подвижностью (с  $D_m$  около 3,1 и 3,4). Кроме того, в случае более продолжительного выдерживания гелей в реакционной смеси для гистохимического окрашивания дополнительно выявляется серия минорных изофосфатаз, расположенных в зоне подвижности от 1,7 до 2,7. Относительная активность их зависит от возраста и условий выращивания проростков, а также от рН реакционной смеси.

Электрофоретическая подвижность дублета основных изофосфатаз оказалась одинаковой для всех изученных образцов дикой орнозернянки *T. boeoticum* и культурной — *T. monococcum*. У *T. urartu* на энзимограмме (6, рис. 3) также выявляется дублет основных изофосфатаз, который, однако, сдвинут в сторону большей электрофоретической подвижности по сравнению с изофосфатазами *T. boeoticum* и *T. monococcum*. Сдвиг этот был обнаружен у всех четырех изученных образцов *T. urartu* из Армении, а также у единственного образца из Ирана и, таким образом, является характерным признаком этого вида, отличающим его от остальных однозернянок.

Энзимограммы кислой фосфатазы дикорастущей тетраплоидной пшеницы *T. dicoccoides*, как и всех видовых таксонов культурного тетраплоида *T. turgidum* (L.) Thell. (8 и 10—16, рис. 3), характеризуются наличием трех-четырёх последовательно расположенных зон активности в диапазоне  $D_m$  от 3,0 до 4,0. Все образцы *T. dicoccoides* палестинского происхождения и культурные тетраплоиды группы эммеров обладают, как уже сообщалось нами ранее (Jaaska, Jaaska, 1970; Jaaska, 1971), изофосфатазами одинаковой электрофоретической подвижности. По активности и интенсивности окрашивания на энзимограмме доминируют две изофосфатазы с  $D_m$  около 3,0 и 3,3. Две более подвижные изофосфатазы с  $D_m$  около 3,6 и 3,9 менее активны, особенно изофосфатаза с  $D_m$  около 3,9, которая у многих образцов на энзимограммах и не выявляется.

Сравнение смежных энзимограмм 7—8, 17—18 и 25—26 (рис. 3) показывает, что дублет основных изофосфатаз диплоидной пшеницы *T. boeoticum* имеет несколько большую электрофоретическую подвижность по сравнению с двумя доминирующими изофосфатазами *T. dicoccoides* и других тетраплоидов из группы эммеров. Это небольшое различие в электрофоретической подвижности дублета доминирующих изофосфатаз у *T. boeoticum* и эммеров осталось незамеченным в наших предыдущих исследованиях (Jaaska, 1969; Jaaska, Jaaska, 1970), где использовался метод диск-электрофореза в трубках полиакриламидного геля, но оно достоверно репродуцируется при проведении электрофореза на одной пластинке геля. В остальном результаты, полученные с применением этих двух методов электрофореза, совпадают. Электрофорез в пластинке геля позволяет, однако, более достоверно установить небольшие сдвиги в электрофоретической подвижности, чем диск-электрофорез в отдельных трубках.

Изучение нуллисомиков гексаплоида *T. aestivum* подтвердило предположение, что гистохимически выявляемые нами в слабокислой реакционной смеси фосфатазы, как и фосфатазы, обнаруженные другими авторами (Brewer, Sing, Sears, 1969) в слабощелочной среде, контролируются цистронами, локализованными на гомеологичных хромосомах группы 4. При этом доминирующие изофосфатазы эммеров с  $D_m$  около 3,0 и 3,3 контролируются геномом *A*, так как их активность сохраняется у нулли-4D и нулли-4В. Основываясь на данных более раннего исследования (Яаска, 1967), мы квалифицируем нами гистохимически выявляемую фосфатазу как кислую фосфатазу (КФ 3.1.3.2), т. е. как неспецифическую фосфогидролазу с оптимумом активности в слабокислой среде.

Среди изученных нами 47 образцов *T. boeoticum* и *T. monosocum* не было обнаружено ни единого образца, у которого дублет основных изофосфатаз по электрофоретической подвижности точно совпадал бы с доминирующими изофосфатазами эммерных пшениц. *T. urartu* и эммеры имеют совпадающие по электрофоретической подвижности изофосфатазы при  $D_m$  3,3 и 3,6. Однако у *T. urartu* отсутствует изофосфатаза с  $D_m$  3,0, обнаруживающая высокую активность в проростках, а особенно в листьях эммерных пшениц. Таким образом, из полученных результатов следует, что геномы *A* диплоидных пшениц и тетраплоидов группы эммеров различаются между собой по структуре локусов на хромосоме 4, контролирующих дублет доминирующих изофосфатаз в молодых проростках.

Энзимограммы кислой фосфатазы дикорастущего тетраплоида *T. araraticum* (9 и 19 на рис. 3) и культурного тетраплоида *T. timopheevi* (22 на рис. 3), как сообщалось и ранее (Jaaska, 1969, 1971; Jaaska, Jaaska, 1970), одинаковы, и в то же время отличаются от энзимограмм фосфатазы эммеров. У *T. araraticum* и *T. timopheevi* наблюдается высокая активность двух изофосфатаз с близкими значениями электрофоретической подвижности в зоне  $D_m$  3,8—4,0 при одновременном полном отсутствии доминантных изофосфатаз тетраплоидов группы эммеров с  $D_m$  около 3,0, 3,3 и 3,6.

Сравнение энзимограмм 19—20, 22 и 24 на рис. 3 выявляет большое сходство или даже идентичность по электрофоретической подвижности дублета близкорасположенных изофосфатаз с  $D_m$  около 3,8—4,0 у тетраплоидных пшениц *T. araraticum* и *T. timopheevi* и у диплоидного эгилопса *Ae. speltoides*. Этот результат вполне согласуется с представлением об участии диплоида *Ae. speltoides* в происхождении тетраплоидной пшеницы *T. araraticum* в качестве донора генома *B*.

Из сравнения энзимограмм 6—10 и 17—25 на рис. 3 видно, что в проростках *T. araraticum* и *T. timopheevi* образуются лишь изофосфатазы генома *B* от *Ae. speltoides*, тогда как синтез изофосфатаз, характерных для генома *A* диплоидных пшениц и тетраплоидов группы эммеров, полностью подавлен. У последних, напротив, доминируют изофосфатазы генома *A*, а образование фосфатаз генома *B* подавлено.

Таким образом, имеется основание предполагать, что у тетраплоидных пшениц, в зависимости от видовой принадлежности, наблюдается геном-специфическое подавление цистронов кислой фосфатазы на одном из двух гомеологичных составных геномов. Изучение изофосфатаз у реципрокных гибридов между *T. araraticum*, *T. boeoticum*, *T. palaeocolchicum*, однако, выявило у них кодоминантное наследование изофосфатаз обоих родительских видов. Так, на энзимограммах кислой фосфатазы реципрокных гибридов между *T. boeoticum* и *T. araraticum* (27—28, 30 и 32, рис. 3), кроме быстродвижущегося дублета изофосфатаз с  $D_m$  около 3,8—4,0 от *T. araraticum*, наблюдаются еще и две изофосфатазы с  $D_m$  около 3,1 и 3,4, которые по подвижности точно соответствуют изофосфатазам второго родителя — *T. boeoticum*. У гибридов между *T. araraticum* и *T. palaeocolchicum* на энзимограммах кислой фосфатазы (31, рис. 3), кроме изофосфатаз от *T. araraticum*, выявляются дополнительно три изофосфатазы с  $D_m$  около 3,0, 3,3 и 3,6, характерные для *T. palaeocolchicum* и других эммеров, но несколько отличающиеся по электрофоретической подвижности от изофосфатаз *T. boeoticum* и гибридов последнего с *T. araraticum*. Кодоминантное наследование изофосфатаз отмечалось нами ранее (Jaaska, Jaaska, 1970) и у спонтанного амфиплоида *T. timopheevi* × *T. monococcum* — у гексаплоида *T. zhukovskyi*.

Отсюда следует, что наблюдаемое различие в электрофоретической подвижности изофосфатаз генома *A* у *T. boeoticum* и у эммеров, как и полное подавление их образования у *T. araraticum*, не обусловлены влиянием общей генотипической среды у тетраплоидов, т. е. ни влиянием второго генома *B*, ни факторами цитоплазматической наследственности.

Относительная активность изофосфатаз у эммеров подвергается значительным сдвигам в зависимости от возраста проростка и условий выращивания (Яска, Яска, 1973). В листовей части этиолированного проростка, как правило, доминирует по активности изофосфатаза с  $D_m$  3,0. В листьях молодых растений являются высокоактивными изофосфатазы с  $D_m$  3,0 и 3,3, тогда как изофосфатазы с  $D_m$  3,6 и 3,9 могут полностью отсутствовать. Эти данные свидетельствуют о наличии факторов, регулирующих в ходе онтогенетического развития реализацию генетической информации для образования изофосфатаз у пшениц.

Изучение образцов *Ae. speltoides* разного географического происхождения выявило у некоторых из них дискретную индивидуальную изменчивость изофосфатаз по признаку электрофоретической подвижности. Так, у образца G-978, как видно по энзимограммам 1—11 на рис. 4, наблюдаются как минимум два фенотипа быстродвижущихся изофосфатаз. У одного из этих фенотипов дублет быстродвижущихся изофосфатаз в диапазоне  $D_m$  3,7—4,0 (энзимограммы 2, 3, 5, 6, 8 и 11, рис. 4) по электрофоретической подвижности точно соответствует изофосфатазам *T. araraticum*. Второй фенотип фосфатазы *Ae. speltoides* имеет дополнительно медленнодвижущуюся изофосфатазу с  $D_m$  около 3,4—3,5 (энзимограммы 1, 4, 7, 9 и 10, рис. 4) и отличается от фенотипа фосфатазы у *T. araraticum*. Некоторые изученные нами образцы *Ae. speltoides* (например, образец G-768) оказались практически мономорф-

ными относительно первого фенотипа, другие — мономорфными относительно второго фенотипа (например, энзимогаммы 17—18 на рис. 4 для образца G-724). У двух образцов (G-712 и K-2) были обнаружены еще дополнительные фенотипы быстродвижущихся изофосфатаз, включая фенотип с их нулевой активностью, что свидетельствует о значительной внутривидовой изменчивости кислой фосфатазы у *Ae. speltoides*.

Из энзимогамм 9—13 и 17—20 на рис. 4 видно, что изофосфатазы двух наиболее распространенных фенотипов кислой фосфатазы *Ae. speltoides* не соответствуют по электрофоретической подвижности трем основным изофосфатазам проростков *T. dicoccoides* и культурных эммеров.

Кислая фосфатаза проростков диплоидов *Ae. bicornis*, *Ae. longissima* и *Ae. sharonensis* выявляется на энзимогаммах (14—16 на рис. 4) одинаково в виде дублета изофосфатаз с меньшей электрофоретической подвижностью по сравнению с таковым у *Ae. speltoides*, *T. boeoticum*, *T. araraticum* и *T. dicoccoides*. Все изученные образцы *Ae. bicornis*, как и образцы *Ae. longissima*, оказались мономорфными относительно признака электрофоретической подвижности изофосфатаз и не обнаруживали внутривидовую изменчивость. Четкое отличие электрофоретической подвижности изофосфатаз *Ae. bicornis* и *Ae. longissima* s. l. противоречит возможности участия их в происхождении тетраплоидных пшениц в качестве донора генома В.

Значительная внутривидовая индивидуальная изменчивость изофосфатаз обнаруживается у диплоида *Ae. mutica* (энзимогаммы 21—30 на рис. 4). Среди изученных образцов *Ae. mutica* фенотипы кислой фосфатазы с изоформами, которые по электрофоретической подвижности точно соответствовали бы изофосфатазам *T. araraticum*, не были обнаружены. Как правило, электрофоретическая подвижность основных изофосфатаз у *Ae. mutica* меньше, чем у *T. araraticum*. Однако у *Ae. mutica* встречаются фенотипы с изофосфатазами, имеющими близкую или совпадающую с изофосфатазами *T. urartu* и *T. dicoccoides* электрофоретическую подвижность.

Установление степени внутривидового полиморфизма изофосфатаз у *Ae. mutica* и *Ae. speltoides* требует дальнейшего изучения большего количества образцов из разных локальных популяций.

### Обсуждение

**Происхождение тетраплоидных пшениц.** Полученные результаты являются веским молекулярно-генетическим подтверждением представления об аллополиплоидном происхождении обеих основных генетических групп тетраплоидных пшениц — *T. turgidum* (L.) Thell. и *T. timopheevi* Zhuk. s. lat. Наиболее вероятными предшественниками и донорами геномов для обеих групп тетраплоидов следует признать диплоиды, близкие к современным видам *T. boeoticum* Boiss. и *T. speltoides* (Tausch) Gren. ex Richter (= *Ae. speltoides* Tausch). Диплоиды *Ae. bicornis* и *Ae. longissima* не подходят донором генома В тетраплоидных пшениц из-за несоответствия изофосфатаз и изоэстераз.

Данные о составе и электрофоретической подвижности изоформ быстродвижущейся эстеразы и кислой фосфатазы проростков тетраплоидных пшениц не согласуются с представлением об аутополиплоидном их происхождении из диплоидной пшеницы. В частности, не подтверждается аутополиплоидное происхождение тетраплоидного компонента западногрузинской эндемичной культурной популяции пшеницы Зан-



дури — *T. timopheevi* Zhuk. s. str. — от диплоидного компонента этой же популяции — *T. monococcum* L. var. *hornemanni*.

Предположение о возможном происхождении *T. timopheevi* s. str. от диплоидного компонента популяции Зандури — *T. monococcum* var. *hornemanni* — было высказано М. Туманяном (Туманян, 1939; Tumanian, 1937) на основе наблюдений о случаях спонтанной аутополиплоидии в природных и опытных популяциях диплоидной пшеницы, а также на основе внешнеморфологического сходства обоих компонентов популяции Зандури. В последнее время экспериментальные данные, свидетельствующие в пользу возможности аутополиплоидного возникновения *T. timopheevi*, были получены А. Горгидзе (1968). Из облученных быстрыми нейтронами семян культурной однозернянки var. *hornemanni* были получены аутететраплоидные растения с внешнеморфологическими признаками *T. timopheevi*, дающие, что примечательно, высокофертильные гибриды с *T. timopheevi* (Беридзе, Горгидзе, 1970).

Наши результаты, однако, свидетельствуют о наличии в проростках *T. timopheevi* изоформ эстеразы и кислой фосфатазы, характерных для диплоида *Ae. speltoides* и отличающихся по электрофоретической подвижности от изоформ этих ферментов у диплоидной пшеницы. Кроме того, в проростках *T. timopheevi* обнаруживается аллоэнзим быстро движущейся эстеразы, характерный для дикорастущей *T. boeoticum* и отличающийся электрофоретически от соответствующего аллоэнзима культурной однозернянки. Поэтому наши данные говорят об аллополиплоидной природе *T. timopheevi* с диплоидными предшественниками, родственными *T. boeoticum* и *Ae. speltoides*.

В последние годы описаны (Гандилян, 1972; Макарова, Зоз, 1965; Prasad, 1972 и др.) многочисленные примеры спонтанного или индуцированного мутагенами изменения внешнеморфологических признаков, служащих критерием при выделении отдельных линнеонов пшениц, и мутагенного превращения «одного вида пшеницы в другой». Так, *timopheevi*- и *araraticum*-подобные мутанты получены (Prasad, 1972) также при воздействии химическим мутагеном на *T. dicoccum*. Поэтому следует считать с возможностью образования *timopheevi*-подобных аутететраплоидов при воздействии мутагенами на *T. monococcum* var. *hornemanni*, который и так обнаруживает конвергентное сходство с *T. timopheevi* по ряду признаков. Наши данные об электрофоретических характеристиках изоформ кислой фосфатазы указывают на несомненное генетическое родство *T. timopheevi* с *T. araraticum* и отличие их обоих от тетраплоидов группы эммеров — *T. turgidum* (L.) Thell. Это согласуется с выводами более ранних цитогенетических исследований В. Менабде и А. Ерицяна (1942) о тесной филогенетической близости между *T. timopheevi* и *T. araraticum* и об участии генома *T. araraticum* в формообразовании *T. timopheevi*. Заслуживает внимания представление В. Менабде и А. Ерицяна (1942) о том, что «... исторические истоки *Tr. Timopheevi* коренятся на территории Урарту, откуда его завезли предки картвельских племен при своем передвижении с юга на север». В пользу такой возможности говорят и новые данные (Конарев и др., 1971, 1972; Giorgi и др., 1971; Jaaska, 1971; Wagenaar, 1966; и др.) о том, что ареал *T. araraticum* доходит до Северного Ирака, где, вероятно, находится очаг его происхождения, тогда как *T. dicoccoides* возник независимо от других биотипов диплоидов в районе Палестины.

Следует подчеркнуть, что представление об аллополиплоидной природе генома *T. timopheevi* и о тесной связи с *T. araraticum* отнюдь не исключает участия *T. monococcum* var. *hornemanni* в процессе формирования *T. timopheevi*. Включение отдельных генетических факторов *T. mo-*

*posocum* var. *hornemanni* в состав *T. timopheevi* в результате интрогрессивной гибридизации в условиях роста в единой культурной популяции Зандури представляется весьма вероятным и заслуживает дальнейшего изучения.

На основе электрофоретического изучения белков семян тетраплоидных пшениц и родственных диплоидов в последнее время Б. Л. Джонсоном (Johnson, 1972) также высказывается сомнение относительно участия диплоидного вида эгилопса в происхождении тетраплоидных пшениц. Автором показано, что в семенах тетраплоидных пшениц электрофоретически не обнаруживается одна быстро движущаяся фракция белка, свойственная всем диплоидным эгилопсам, включая *Ae. speltoides*.

В своих опытах мы наблюдали (см. также Яаска, Яаска, 1973) подавление образования в проростках тетраплоидных пшениц изоформ кислой фосфатазы, генетически детерминированных одним из двух составных геномов тетраплоида. В проростках *T. araraticum* и *T. timopheevi* полностью отсутствовали изофосфатазы, характерные для генома *A*, и образовались лишь изофосфатазы, свойственные *Ae. speltoides* и геному *B*. На основе сравнения только одних энзимграмм кислой фосфатазы можно прийти к ложному выводу о том, что *T. araraticum* и *T. timopheevi* являются аутотетраплоидами *Ae. speltoides*. Однако из энзимграмм эстеразы четко явствует наличие у этих тетраплоидов изоэстераз, а, следовательно, и геномов, как диплоидной пшеницы, так и *Ae. speltoides*.

Если у *T. araraticum* и у *T. timopheevi* доминируют локусы изофосфатаз генома *B*, то у тетраплоидов из группы эммеров, наоборот, доминируют изофосфатазы генома *A*. Относительно быстро движущейся эстеразы Est A у подавляющего большинства изученных таксонов тетраплоидной пшеницы наблюдается кодоминантное проявление генетической информации локусов обоих составных геномов и лишь у некоторых образцов обнаружено полное подавление соответствующего локуса генома *B*.

Таким образом, у полиплоидов следует иметь в виду возможность подавления активности части локусов одного из составных геномов, в результате чего не образуются белки, находящиеся под генетическим контролем этих локусов. Явление доминирования, судя по имеющимся данным, распространяется и на внешнеморфологические признаки и биологические свойства тетраплоидных пшениц. Причины геном-специфической супрессии локусов кислой фосфатазы, коррелирующей с подразделением тетраплоидных пшениц в две генетически изолированные видовые группы, остаются нераскрытыми. Кодоминантное наследование кислых фосфатаз у реципрокных гибридов пшениц и у аутоаллогексаплоида *T. zhukovskyi* указывает на то, что эта супрессия не обусловлена различиями в генетических факторах цитоплазматических органелл (в плазмоне) у двух групп тетраплоидов.

Недавно появились высказывания (Kimber, Athwal, 1972) против признания *Ae. speltoides* в качестве донора генома *B* в полиплоидные пшеницы на том основании, что у амфиплоида от гибрида между *Ae. speltoides* и *T. aestivum* не наблюдалась конъюгация между хромосомами *Ae. speltoides* и *B*-генома *T. aestivum*. Следует, однако, иметь в виду реальную возможность, что известное асинаптическое (диплоидизирующее) действие генетической системы хромосомы 5B (Riley, Chapman, 1958; Sears, Okamoto, 1958) затрагивает не только гомеологические хромосомы, но распространяется и на гомологические геномы. Об этом свидетельствует получение цитогенетически стабильных аутоаллополиплоидов *T. timopheevi* × *T. monococcum* var. *hornemanni*

{=*T. zhukovskyi*) (Upadhy, Swaminathan, 1965), *Ae. speltoides* × *T. turgidum* (Thompson и др., 1943) и *T. aestivum* × *Ae. speltoides* (Kimber, Athwal, 1972). Именно наличие или возникновение диплоидизирующей генетической системы, подавляющей конъюгацию хромосом составных геномов, делает возможным образование цитогенетически стабильных ауто- и аллополиплоидов в природе.

Установлено (Dvorak, 1972; Kimber, Athwal, 1972), что многие генотипы *Ae. speltoides* в различной степени подавляют асинхронное действие хромосомы 5B полиплоидной пшеницы, вызывая в гибридах с ней конъюгацию между гомеологичными хромосомами. Вполне очевидно, что такие генотипы *Ae. speltoides* не могли участвовать в образовании цитогенетически стабильной тетраплоидной пшеницы. На такую роль могут претендовать генотипы *Ae. speltoides*, у которых имеется генетическая система диплоидизации, подавляющая конъюгацию между хромосомами составных геномов тетраплоида. В связи с этим представляет большой интерес сообщение (Kimber, Athwal, 1972), что у *Ae. speltoides* встречаются генотипы, которые не подавляют асинхронное действие хромосомы 5B у гексаплоидной пшеницы. В качестве альтернативы было высказано предположение (Riley, 1960), что генетическая система диплоидизации хромосомы 5B могла возникнуть мутагенно в процессе образования или стабилизации первичной тетраплоидной пшеницы.

Из наших данных следует, что только часть генотипов *Ae. speltoides* подходит по признаку электрофоретической подвижности изофосфатаз донором генома B в *T. araraticum*. Неожиданным был результат, что ни один из изученных нами 42 образцов *T. boeoticum* разного географического происхождения не обладал электрофоретически сходным с *T. dicoccoides* и другими эммерами дублетом изофосфатаз. Это заставляет предполагать, что донором генома A и предшественником *T. dicoccoides* был редкий или даже вымерший в настоящее время биотип дикорастущей диплоидной пшеницы.

**Внутривидовая изменчивость ферментных признаков.** Рассматривая полученные нами данные о внутривидовой изменчивости изоформ эстеразы и кислой фосфатазы, можно отметить, что у двух диплоидных видов — *Ae. speltoides* и *Ae. mutica* — наблюдается выраженный внутрипопуляционный полиморфизм. В отличие от этого коллекционные и природные локальные популяции других изученных видов — *Ae. bicornis*, *Ae. longissima* — оказались, как правило, мономорфными относительно изоферментных признаков. Однако у этих видов были обнаружены различия между отдельными популяциями разного географического происхождения относительно некоторых изоферментов.

Как известно, *Ae. speltoides* и *Ae. mutica* являются перекрестноопыляющимися видами, тогда как у *Ae. bicornis*, *Ae. longissima* и пшениц преобладает самоопыление. Таким образом можно отметить корреляцию между характером внутривидовой изменчивости и способом размножения: у перекрестноопыляющихся видов отмечается существенная внутрипопуляционная индивидуальная изменчивость изоферментных признаков, а популяции самоопылителей в большинстве мономорфны. Аналогичную связь между способом размножения и степенью внутрипопуляционной генетической изменчивости изоферментных признаков наблюдал О. Солбриг (Solbrig, 1972) у видов рода *Leavenworthia*.

Данные эти согласуются с общетеоретическим положением о том, что популяции аутогамных видов генетически менее гетерогенны по сравнению с популяциями родственных аллогамных видов. Однако несмотря на мономорфность популяций у аутогамных видов наблюдается генетическая дифференциация локальных популяций. Поэтому внутривидово-

вая генетическая изменчивость некоторых локусов у них не всегда меньше изменчивости у аллогамных видов. Так, например, в наших опытах у аутогамного вида *T. boeoticum* обнаружены два аллоэнзима у быстро движущейся эстеразы, которая была мономорфной у аллогамного *Ae. speltoides*.

Общая степень внутривидового генетического полиморфизма у аллогамных видов, судя по полученным и имеющимся (Solbrig, 1972) данным, все же выше, чем у аутогамных видов. Это наводит на мысль о том, что повышенная частота генетической рекомбинации, свойственная аллогамии, способствует возникновению новых изоформ белка и ферментов и повышению таким образом внутривидовой генетической гетерогенности.

У диплоидных видов была отмечена более значительная внутривидовая изменчивость ферментов по сравнению с полиплоидными. Например, все линнеоны гексаплоидной пшеницы, как и все линнеоны эммеров, имеют электрофоретически одинаковые наборы изоформ кислой фосфатазы и быстро движущихся эстераз (Jaaska, 1969; Jaaska, Jaaska, 1970). Изучение белков семян у видов *Triticum* и *Aegilops* разного уровня плоидности привело (Waines, 1969) к такому же выводу.

Теоретически следовало бы ожидать у полиплоидных пшениц повышенную степень генетической изменчивости по сравнению с диплоидами, так как локусы дублированного и триплицированного геномов не подвергаются давлению отбора и могут свободно мутировать благодаря компенсирующему эффекту локусов одного из составных геномов. Так как результаты изучения белковых признаков не подтверждают увеличение генетической изменчивости с повышением уровня плоидности, то следует предполагать наличие у полиплоидных пшениц факторов, поддерживающих генетическую стабильность составных геномов и сужающих возможности проявления мутационного давления. Возможно, что аутогамия является одним из стабилизирующих факторов генетических перестроек у полиплоидных пшениц.

Понижение внутривидовой изменчивости с увеличением уровня плоидности указывает на то, что лишь некоторые генотипы диплоидных предшественников участвовали в возникновении полиплоидных пшениц. Выявленная нами существенная внутривидовая генетическая изменчивость изоферментных признаков у донора генома *B* — *Ae. speltoides* указывает на перспективность использования этого вида в селекционной работе для обогащения генофонда культурных полиплоидных пшениц.

### Выводы

Методом электрофореза в полиакриламидном геле изучали множественные формы эстеразы и кислой фосфатазы проростков у 42 образцов *T. boeoticum* Boiss., 5 образцов *T. urartu* Thum. em. Gandilian, 5 образцов *T. monocoecum* L., 12 образцов *T. dicoccoides* (Koern.) Aaronsohn, 9 образцов 6 линнеонов *T. turgidum* (L.) Thell., 18 образцов *T. araraticum* Jakubz., 3 образца *T. timopheevi* Zhuk., 9 образцов *Ae. speltoides* Tausch, 2 образца *Ae. longissima* Schweinf. et Muschl., 3 образца *Ae. mulica* Boiss., 5 образцов *Ae. bicornis* (Forssk.) Jaub. et Spach, у 7 рецiproкных гибридов *T. araraticum* с *T. boeoticum* и *T. palaeo-colchicum* и у 4 нуллисомиков *T. aestivum* L.

Результаты подтверждают аллополиплоидное происхождение обеих генетически обособленных групп тетраплоидных пшениц *T. turgidum* (L.) Thell. (включая *T. dicoccoides* и культурные эммеры) и *T. timopheevi* Zhuk. s. lat. (включая *T. araraticum*). Наиболее вероятными донорами

геномов для обеих групп тетраплоидов являются диплоиды, близкие к современным видам *T. boeoticum* Boiss. и *Ae. speltoides* Tausch. Диплоиды *Ae. bicornis* и *Ae. longissima* не подходят донором генома *B* в тетраплоидные пшеницы из-за несовместимости по электрофоретической подвижности изофосфатаз и быстро движущейся эстеразы. У тетраплоидных пшениц обнаружено видоспецифическое доминирование кислой фосфатазы одного составного генома: в проростках *T. timopheevi* Zhuk. s. lat. образуются лишь изофосфатазы, свойственные *Ae. speltoides* и геному *B*, тогда как в проростках *T. turgidum* (L.) Thell., напротив, доминируют изофосфатазы генома *A*. Относительно быстро движущейся эстеразы наблюдается, как правило, кодоминантное наследование гомеоаллелей обоих родительских геномов тетраплоидных пшениц и лишь у некоторых образцов *T. dicoccoides* обнаружено подавление локуса быстро движущейся эстеразы генома *B*.

У диплоидной пшеницы *T. boeoticum* (включая *T. thaoudar*) найдены два электрофоретически различных аллоэнзима быстро движущейся эстеразы — Est A<sub>a1</sub> (быстрый вариант) и Est A<sub>a2</sub> (медленный вариант). В популяциях *T. boeoticum* из Закавказских республик встречаются оба аллеля, тогда как турецкие популяции дикой однозернянки, за исключением одной, характеризуются наличием эстеразы Est A<sub>a2</sub>. Все 5 образцов культурной однозернянки *T. monococcum* характеризовались наличием эстеразы Est A<sub>a1</sub>.

*T. urartu* Thum. em. Gandiljan отличается от всех остальных таксонов диплоидной пшеницы по изоформам эстеразы и кислой фосфатазы. По изоферментным признакам *T. urartu* идентифицирован среди образцов диплоидной пшеницы из Ирана, что является первой находкой этого вида вне территории Советского Союза.

У перекрестноопыляющихся диплоидов *Ae. speltoides* и *Ae. mutica* обнаруживается значительный внутривидовой полиморфизм эстеразы и кислой фосфатазы, тогда как популяции *Ae. bicornis* и пшениц, у которых преобладает самоопыление, как правило, мономорфны относительно изоферментных признаков. Однако у аутогамных видов обнаружены различия в изоферментных признаках между локальными популяциями. Высказывается предположение, что повышенная частота генетической рекомбинации, характерная для аллогамии, поддерживает внутривидовой полиморфизм ферментов, тогда как аутогамия, наоборот, является одним из стабилизирующих факторов, в частности у полиплоидных пшениц.

Автор выражает свою искреннюю благодарность Л. Л. Декапрелевичу (г. Тбилиси, Грузинская ССР), Б. Л. Джонсону (г. Риверсайд, штат Калифорния, США), И. Д. Мустафаеву (г. Баку, Азербайджанская ССР), Э. Р. Сирсу (г. Миссоури, шт. Колумбия, США), П. Гандилян (г. Ереван, Армянская ССР), Д. Р. Дьюи (г. Логан, шт. Утач, США) и в особенности научным сотрудникам лаборатории пшеницы Всесоюзного н.-и. института растениеводства им. Н. И. Вавилова М. М. Якубцинеру, Э. Ф. Мигушовой и А. А. Филатенко за любезное предоставление необходимых образцов семян, что сделало возможным выполнение данной работы. Благодарю также своих коллег К. Луйк и М. Раава за помощь при проведении электрофоретических анализов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Беридзе Р. К., Горгидзе А. Д., 1970. Об экспериментальном получении компонента популяции Зандури — *Triticum timopheevi* Zhuk. Генетика 6 (12) : 5—12.  
 Гандилян П. А., 1972. Спонтанная гибридизация, мутации и вопросы филогении пшеницы. Генетика 8 (8) : 5—19.  
 Горгидзе А. Д., 1968. Мутагенный эффект ионизирующих излучений. Сообщ. АН Груз. ССР 52 (3) : 793—798.

- Горгидзе А. Д., 1973. Основные пути происхождения и становления инициальных видов культурной пшеницы. Сообщ. АН Груз. ССР 69 (2) : 425—428.
- Конарев А. В., Мигушова Э. Ф., Гаврилюк И. П., Конарев В. Г., 1971. О природе генома пшениц группы *T. timopheevi* по данным электрофореза и иммунохимического анализа. Докл. ВАСХНИЛ (4) : 13—16.
- Конарев А. В., Мигушова Э. Ф., Гаврилюк И. П., Конарев В. Г., 1972. Дифференциация диких двузернянок по данным электрофореза и иммунохимического анализа глиадинов. Докл. ВАСХНИЛ (8) : 4—6.
- Конарев В. Г., Гаврилюк И. П., Губарева Н. К., 1970. Белковые маркеры геномов пшениц и их диких сородичей. I. Иммунохимический анализ растворимых белков зерна пшениц и эгилопсов. Вестн. с.-х. науки (8) : 100—108.
- Макарова С. И., Зоз М. Н., 1965. Индуцированные системные мутации у пшеницы. Генетика (2) : 113—118.
- Менабде В. Л., 1971. Новое в филогении рода *Triticum* L. Сообщ. АН Груз. ССР 62 (2) : 413—416.
- Менабде В. Л., Ерицян А. А., 1942. К филогенезу *Triticum timopheevi* Zhuk. Сообщ. АН Груз. ССР 3 (8) : 823—830.
- Туманян М. Г., 1939. О происхождении пшеницы *Tr. Timopheevi* Zhuk. (К истории обнаружения вида). Тр. биол. ин-та, Ереван (1) : 139—151.
- Яаска Вильве, 1967. Биохимическая характеристика аденозинтрифосфатазной активности в корнях проростков пшеницы. Изв. АН ЭССР. Биология 16 (2) : 175—188.
- Яаска Вильве, Яаска Велло, 1973. Регуляция мультимолекулярных систем ферментов при прорастании тетраплоидных пшениц. Изв. АН Эст. ССР. Биол. 22 (3) : 233—243.
- Bhatia C. R., 1968. Electrophoresis of analogous enzymes in *Triticinae*. Proc. 3rd Intern. Wheat Genet. Symp., Canberra: 41—45.
- Brewer G. J., Sing C. F., Sears E. R., 1969. Studies of isozyme patterns in nullisomic-tetrasomic combinations of hexaploid wheat. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A. 64 (4) : 1224—1229.
- Chennaveeraiah M. S., 1960. Karyomorphologic and cytotaxonomic studies in *Aegilops*. Acta horti Gotoburg. 23 : 85—178.
- Dvořák J., 1972. Genetic variability in *Aegilops speltoides* affecting homoeologous pairing in wheat. Canad. J. genet. and cytol. 14 (2) : 371—380.
- Giorgi B., Carluccio F., Bozzini A., 1971. Karyotype analysis in *Triticum*. VI. Analysis of taxa attributable to the *T. timopheevi* complex. Caryologia 24 (3) : 317—322.
- Jaaska V., 1969. Electrophoretic studies of seedling phosphatases, esterases and peroxidases in the genus *Triticum* L. Eesti NSV TA Toimet. Bioloogia 18 (2) : 170—183.
- Jaaska V., 1970. Preliminary data on the enzyme divergence in the diploids of the genus *Aegilops* L. Eesti NSV TA Toimet., Bioloogia 19 (4) : 389—391.
- Jaaska Vello, 1971. Phylogenetic differentiation of tetraploid wheats. Eesti NSV TA Toimet. Bioloogia 20 (3) : 202—205.
- Jaaska V., Jaaska Vilve, 1970. Biochemical data on the origin of Transcaucasian endemic wheats. Eesti NSV TA Toimet. Bioloogia 19 (4) : 344—354.
- Jenkins J. A., 1929. Chromosome homologies in wheat and *Aegilops*. Amer. J. Bot. 16 (4) : 238—245.
- Johnson B. L., 1972. Protein electrophoretic profiles and the origin of the B genome of wheat. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 69 (6) : 1398—1402.
- Kihara H., 1924. Zytologische und genetische Studien bei wichtigen Getreidearten mit besonderer Rücksicht auf Verhalten der Chromosomen und die Sterilität in den Bastarden. Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ., Ser. B 1 (1) : 1—200.
- Kimber G., Athwal R. S., 1972. A reassessment of the course of evolution of wheat. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 69 (4) : 912—915.
- Lilienfeld F., Kihara H., 1934. Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*. V. *Triticum Timopheevi* Zhuk. Cytologia (Tokyo) 6 (1) : 87—122.
- Mitra R., Bhatia C. R., 1971. Isoenzymes and polyploidy. I. Qualitative and quantitative isoenzyme studies in the *Triticinae*. Genet. Res. 18 (1) : 57—69.
- Prasad M. V. R., 1972. Studies on induced mutants with reference to species relationships in some tetraploid *Triticum*. Theor. Appl. Genet. 42 (4) : 160—167.
- Riley R., 1960. The diploidization of polyploid wheat. Heredity 15 : 407—429.
- Riley R., Chapman V., 1958. Cytological determination of the homoeology of chromosomes of *Triticum aestivum*. Nature 203 (4941) : 156—158.
- Sarkar P., Stebbins G. L., 1956. Morphological evidence concerning the origin of the B genome in wheat. Amer. J. Bot. 43 (4) : 297—304.
- Sax N., 1922. Sterility in wheat hybrids. II. Chromosome behaviour in partially sterile hybrids. Genetics 7 : 513—552.

- Sears E. R., 1952. Homoeologous chromosomes in *Triticum aestivum*. Genetics 37 : 624.
- Sears E. R., Okamoto M., 1958. Intergenomic chromosome relationships in hexaploid wheats. Proc. 10th Internat. Congr. Genet. 2 : 258—259.
- Solbrig O. T., 1972. Breeding system and genetic variation in *Leavenworthia*. Evolution 26 (1) : 155—160.
- Thompson W. P., Britten E. J., Harding J. C., 1943. The artificial synthesis of a 42-chromosome species resembling common wheat. Canad. J. Research. C21 : 134—144.
- Tumanian M. G., 1937. The occurrence in nature of polyploid mutations in wild monococcal wheat. C. R. Acad. Sci. URSS 16 (6) : 325—327.
- Upadhyaya M. D., Swaminathan M. S., 1965. Studies on the origin of *Triticum zhukovskyi* and on the mechanisms regulating chromosome pairing in *Triticum*. Indian J. Genet. and Plant Breed. 25 (1) : 1—13.
- Wagenaar E. B., 1966. Cytogenetic relationships between *Triticum timopheevi* and *T. araraticum*. In "Proc. 2-nd Interst. Wheat Genetics Symp. Lund, Sweden, 1963". Hereditas, Suppl. 2 : 235—236.
- Waines J. G., 1969. Electrophoretic-systematic studies in *Aegilops*. Ph. D. thesis, University of California, Riverside, California.

Институт зоологии и ботаники  
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию  
17/X 1973

Vello JAASKA

## TETRAPLOIDSETE NISUDE PÄRITOLU ENSÜÜMIDE ELEKTROFOREETILISE UURIMISE ANDMETEL

### Resümee

Polüakrüülamiidgeelektroforeesi abil uuriti esteraasi ja happelise fosfataasi isovormide liigisisest ja liikidevahelist varieeruvust tetraploidsetel nisudel ja nende diploidsetel sugulasliikidel.

Katse tulemused kinnitavad tetraploidsete nisude *T. turgidum* (L.) Thell., kaasa arvatud metsikult kasvav *T. dicoccoides* (Koern.) Aaronsohn ja kultuuremmerite linneoonid, ja *T. timopheevi* Zhuk. s. lat., kaasa arvatud metsikult kasvav *T. araraticum* Jakubz., allopolüloidset päritolu. Kõige tõenäolisemateks genoomide doonoreiks mõlemale tetraploidide rühmale on kaasaegsetele diploidsetele liikidele *T. boeoticum* Boiss. ja *Aegilops speltoides* Tausch geneetiliselt lähedased diploidid.

Tetraploidsetel nisudel täheldati ühe koostisgenoomi poolt determineeritud isofosfaataaside liigispetsiifilist domineeruvust: *T. timopheevi* s. lat. tõusmetes sünteesuvad vaid *Ae. speltoides*'ele ja B-genoomile iseloomulikud isofosfataasid, *T. turgidum* (L.) Thell. tõusmetes aga domineerivad A-genoomi isofosfataasid. Kiiresti liikuva esteraasi puhul täheldati tetraploidsetel nisudel mõlema koostisgenoomi homeoalleelide kodominantsust ja vaid mõnel *T. dicoccoides*'e proovil ilmnis B-genoomi vastava lookuse täielik pärssimine.

Metsikult kasvaval diploidisel nisul *T. boeoticum* Boiss., kaasa arvatud kaheohteline vorm *T. thaoudar* Reut., leiti kaks elektroforeetiliselt eristatavat kiiresti liikuva esteraasi alloensüümi — Est A<sub>a1</sub> (kiirem variant) ja Est A<sub>a2</sub> (aeglasem variant). Taga-Kaukaasia liiduvabariikidest pärit *T. boeoticum* populatsioonides avastati mõlemad alleelid, Türgist pärinevaid populatsioone, välja arvatud vaid üks erand, iseloomustas Est A<sub>a2</sub>. Kultuur-diploidile *T. monococcum* L. on iseloomulik alloensüümi Est. A<sub>a1</sub> monomorfism.

*T. urartu* Thum. em. Gandilian esteraasi ja happelise fosfataasi ensümogrammide erinevad kõigi teiste diploidsete nisude omadest. See võimaldas seda liiki identifitseerida esmasleiuena Iraanis. *T. urartu* ja *T. boeoticum*'i looduslikus segapopulatsioonis Armeenia NSV-s ei täheldatud isoesteraaside ja isofosfataaside segregatsiooni. See kinnitab, et need kaks diploidse nisu taksooni on geneetiliselt isoleeritud bioloogilised liigid.

Risttolmlejatel diploididel *Ae. speltoides* Tausch ja *Ae. mutica* Boiss. avastati esteraasi ja happelise fosfataasi isovormide oluline populatsioonisisene polümorfism. Domineervalt isetolmlejate liikide *Ae. bicornis* (Forssk.) Jaub. et Spach ja nisude populatsioonid olid isofermentsete tunnuste poolt tavaliselt monomorfed. Küll aga leiti autogaamsetel liikidel isofermentide erinevusi lokaalpopulatsioonide vahel. Oletatakse, et ensüümide populatsioonisisese polümorfismi põhjustajaks võib osutada allogaamiale iseloomulik geneetiline rekombinatsioon, autogaamia aga, vastupidi, on, eriti polüplloidsetel nisudel, üks geneetiliselt stabiilsust soodustavaid faktoreid.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia  
Zooloogia ja Botaanika Instituut

Toimetusse saanud  
17. X 1973

Vello JAASKA

## THE ORIGIN OF TETRAPLOID WHEATS ON THE BASIS OF ELECTROPHORETIC STUDIES OF ENZYMES

## Summary

Polyacrylamide gel electrophoresis has been applied to study the multiple molecular forms of seedling esterase and acid phosphatase in *Triticum boeoticum* Boiss. (42 accessions, incl. var. *boeoticum* and var. *thaoudar*), *T. urartu* Thum. em. Gandilian (5 accessions), *T. monococcum* L. (5 accessions), *T. dicoccoides* (Koern.) Aaronsohn (12 accessions), *T. turgidum* (L.) Thell. (9 accessions belonging to 6 different lineons), *T. araraticum* Jakubz. (18 accessions), *T. timopheevi* Zhuk. (3 accessions), *Aegilops speltoides* Tausch (9 accessions), *Ae. longissima* Schweinf. et Muschl. (2 accessions), *Ae. mutica* (3 accessions), 7 reciprocal hybrids of *T. araraticum* with *T. boeoticum* and *T. palaeo-colchicum*, and in 4 nullisomics for the fourth chromosome of *T. aestivum*.

The results confirm previous data about the allopolyploid origin of both genetically isolated groups of tetraploid wheats, *Ae. bicornis* (Forssk.) Jakub. et Spach (5 accessions) *T. turgidum* (L.) Thell. (including the wild-growing *T. dicoccoides* and lineons of cultivated emmers.) and *T. timopheevi* Zhuk. s. lat. (including the wild *T. araraticum* and the cultivated *T. timopheevi* s. str.). The most probable genome donors for the two groups of tetraploid wheats are considered to be closely related to the contemporary diploid species *T. boeoticum* Boiss. and *Ae. speltoides* Tausch. *Ae. bicornis* and *Ae. longissima* are clearly rejected as donors of the B-genome in the tetraploid wheats due to differences in electrophoretic properties of enzymes.

The species-specific dominance of acid phosphatase controlled by one of the two composite genomes was observed in the tetraploid wheats: the seedlings of *T. timopheevi* Zhuk. s. lat. are capable to synthesize only isophosphatases electrophoretically similar to those of *Ae. speltoides* and thus characteristic of the genome B, while in the seedlings of *T. turgidum* (L.) Thell., on the contrary, the isophosphatases controlled by the genome A dominate. Codominant inheritance of homeoalleles of both composite genomes was observed for the fast-moving seedling esterase of the tetraploid wheat, and only in the case of some accessions of *T. dicoccoides* the suppression of homeoalleles for the fast-moving esterase on the genome B was revealed.

Two electrophoretically distinguishable alloenzymes of the fast-moving esterase, Est  $A_{a1}$  (fast) and Est  $A_{a2}$  (slow), were discovered in the wild-growing diploid wheat, *T. boeoticum*. Both alleles were found among the populations originating from the Soviet Transcaucasian Republics, while in the einkorn populations from Turkey, with a single exception, only Est  $A_{a2}$  was found. All the five accessions of the cultivated einkorn, *T. monococcum*, originating from different geographical regions, carried the allele Est  $A_{a1}$ , while all tetraploid wheats carried homeoallele Est  $A_{a2}$ .

*T. urartu* Thum. em. Gandilian differs of all other taxa of the diploid wheat in the esterase and acid phosphatase electrophoretic characteristics. By means of electrophoretic enzyme patterns *T. urartu* has been discovered among the collections of the wild diploid wheat from Iran. No exchange of genes controlling esterases or phosphatases was observed between *T. urartu* and *T. boeoticum* plants growing in the same natural population near Yerevan, suggesting the existence of genetic barriers between the two species.

Considerable intrapopulational polymorphism of esterase and acid phosphatase was observed in the outbreeding species — *Ae. speltoides* and *Ae. mutica*. Populations of *Ae. bicornis* and wheats which are characterized by extensive inbreeding, on the contrary, were found to be largely monomorphic with respect to the isoenzyme characters. However, differences in isoenzyme characters were observed between local populations of autogamous species.

It is suggested that the process of genetic recombination might prove to be the source of enzyme polymorphism in allogamous species, while autogamy, on the contrary, is considered as one of the factors preventing genetic variability, in particular, in the polyploid wheats.

Academy of Sciences of the Estonian SSR,  
Institute of Zoology and Botany

Received  
Oct. 17, 1973