

УДК 633.11•321•:631.527.5:632.26

ИССЛЕДОВАНИЕ НЕКРОТИЧЕСКИХ ГИБРИДОВ МЯГКОЙ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ В ПЕРВОМ И ВТОРОМ ГИБРИДНЫХ ПОКОЛЕНИЯХ

В. А. ПУХАЛЬСКИЙ, Г. В. ВЬЮГИНА

(Кафедра генетики, селекции и семеноводства полевых культур)

Исследования гибридной депрессии в роде *Triticum*, в частности работы по проблеме гибридного некроза, интенсивно ведутся как в нашей стране, так и за рубежом [1, 3, 6, 7, 9, 10, 19, 24, 25]. В результате установлена генетическая природа данного явления [5, 18, 13, 23], выявлен множественный аллелизм и эффект дозы генов гибридного некроза [2, 3], исследованы некоторые физиолого-биохимические и эмбриологические свойства гибридов с некротическим генотипом [4, 8, 15, 16], определены общие закономерности влияния комплементации генов гибридного некроза на количественные признаки гибридов [3, 12, 18], по генам некроза идентифицирована большая группа селекционных и местных сортов пшеницы [2, 8, 25]. В то же время мало изучены вопросы, связанные с экспрессивностью генов гибридного некроза в разной генотипической среде с использованием депрессивных комбинаций в селекции, и вопросы, касающиеся нарушений в работе хлорофильного аппарата некротических гибридов. Не потерял своей актуальности и вопрос о числе генов гибридного некроза. Решению некоторых из этих проблем и посвящена настоящая работа.

Материал и методика

Работа проводилась в 1975—1977 гг. на Селекционно-генетической станции им. П. И. Лисицына Тимирязевской академии. В опыт было включено две группы гибридов: по четыре гибрида с участием материнских сортов Коба II Ne_2^{ms} и Минская Ne_2^m и по четыре гибрида с участием материнских сортов Новинка Ne_1^m и Гарнет Ne_1^m . Для скрещивания с материнскими сортами, несущими доминантный аллель гена гибридного некроза Ne_2 , были взяты следующие отцовские формы: Новинка Ne_1^m , Скала Ne_1^m , Альбидум 43 Ne_1^w и Marquillo Ne_1^s . С материнскими формами, несущими ген Ne_1 , скрещивали сорта Коба II Ne_2^{ms} , Балаганка Ne_2^s , Минская Ne_2^m и Монакинка Ne_2^{ms} . В результате этих скрещиваний был получен набор различных сочетаний аллелей генов Ne_1 и Ne_2 .

Гибриды и родительские формы высевали в полевых условиях на метровых полосах по 25 зерен в рядок; расстояние между растениями в рядке 4 см, междурядья 15 см. Следовательно, площадь питания одного растения составляла 60 см².

Гибриды F_1 высевали в 3- (1975, 1976 гг.) и 4-кратной повторностях (1977), а гибриды F_2 — ежегодно в 4-кратной повторности. После убор-

ки проводили полный анализ растений по элементам структуры урожая.

В условиях вегетационного опыта пшеницу выращивали на песчаном субстрате с использованием питательной смеси Кнопа при постоянной температуре 20° под лампами ДРЛ 400Ф.

Экспериментальные данные обрабатывали методом дисперсионного анализа [11] с использованием критерия Пирсона χ^2 [20]. Количество хлорофилла определяли по А.А. Шлыку [22].

Экспериментальная часть и обсуждение

Из табл. 1—3 видно, что содержание хлорофилла *a* и *b* в листьях большинства некротических гибридов существенно ниже, чем у средней родительской формы (\bar{P}) и что на этот показатель влияет комбинированная различия по силе аллелей генов гибридного некроза. Было установлено также определенное воздействие условий выращивания гибридов на интенсивность распада хлорофилла.

Т а б л и ц а 1

Содержание хлорофилла *a* и *b* у гибридов яровой пшеницы в условиях вегетационного опыта (мг/г свежих листьев), 1977 г.

Гибридная комбинация	Фаза кушения				Фаза выхода в трубку			
	<i>a</i>		<i>b</i>		<i>a</i>		<i>b</i>	
	F_1	\bar{P}	F_1	\bar{P}	F_1	\bar{P}	F_1	\bar{P}
Кога II×Marquillo	1,03	1,28	0,32	0,40	1,05	1,43	0,41	0,48
Кога II×Новинка	1,21	1,27	0,35	0,39	1,10	1,42	0,39	0,46
Кога II×Скала	1,24	1,26	0,38	0,39	1,14	1,42	0,38	0,45
Минская×Marquillo	1,17	1,25	0,35	0,40	1,12	1,41	0,42	0,46
Минская×Новинка	1,22	1,24	0,39	0,38	1,15	1,40	0,41	0,44
Минская×Скала	1,23	1,24	0,37	0,38	1,18	1,40	0,40	0,43

Так, в условиях вегетационного опыта у всех комбинаций различия в содержании хлорофилла *a* проявились лишь к моменту выхода растений в трубку, а в полевом опыте уже в фазу кушения (у гибридов оно было ниже, чем у \bar{P}). Эти различия можно связать со сроками наступления фенотипической фазы, которые, по нашим наблюдениям, в поле, как правило, более ранние, чем в теплице. Например, в полевых условиях у гибридов Кога II×Marquillo, Кога II×Новинка и Кога II×Скала некроз фенотипически проявился до начала кушения. В фазу кушения эти гибриды, а также гибрид Минская×Marquillo в 1977 г. уступали по содержанию хлорофилла *a* средней родительской форме. В теплице же только гибрид Кога II×Marquillo в фазу кушения проявил первые признаки угнетения, что и выразилось в снижении содержания хлорофилла в его листьях (на 0,25 мг/г). У гибридов с участием материнского сорта Минская различия с \bar{P} по содержанию хлорофилла *a* полностью проявились в обоих вариантах опыта в фазу выхода в трубку.

В поле в фазу кушения лишь гибридная комбинация Минская×Marquillo существенно отличалась от средней родительской формы по рассматриваемому показателю, а в теплице ни у одного из гибридов данной группы не наблюдалось в этот момент депрессии.

Различия между гибридом и средней родительской формой по содержанию хлорофилла *b* зависели от условий выращивания. На первых этапах онтогенеза они были менее заметны, чем различия в содержании хлорофилла *a*, что можно объяснить меньшей интенсивностью разрушения первого под действием света [14].

Различия между растениями, выращенными в поле и в условиях искусственного климата, по содержанию хлорофилла связаны, по-види-

Таблица 2

Содержание хлорофилла *a* у гибридов яровой пшеницы в полевых условиях
(мг/г свежих листьев)

Гибридная комбинация	1976 г.				1977 г.			
	кущение		выход в трубку		кущение		выход в трубку	
	F_1	\bar{P}	F_1	\bar{P}	F_1	\bar{P}	F_1	\bar{P}
Koga II × Marquillo	1,01	1,23	1,03	1,44	0,99	1,30	1,05	1,45
Koga II × Новинка	1,02	1,20	1,05	1,43	1,13	1,28	1,16	1,47
Koga II × Скала	1,07	1,20	1,04	1,45	1,14	1,28	1,15	1,47
Минская × Marquillo	—	—	—	—	1,20	1,27	1,11	1,47
Минская × Новинка	1,18	1,16	1,20	1,41	1,22	1,25	1,22	1,46
Минская × Скала	1,18	1,16	1,23	1,45	1,23	1,25	1,19	1,45

Таблица 3

Содержание хлорофилла *b* у гибридов яровой пшеницы в полевых условиях
(мг/г свежих листьев)

Гибридная комбинация	1976 г.				1977 г.			
	кущение		выход в трубку		кущение		выход в трубку	
	F_1	\bar{P}	F_1	\bar{P}	F_1	\bar{P}	F_1	\bar{P}
Koga II × Marquillo	0,37	0,43	0,39	0,56	0,40	0,44	0,57	0,67
Koga II × Новинка	0,38	0,40	0,40	0,44	0,40	0,43	0,56	0,63
Koga II × Скала	0,37	0,40	0,40	0,54	0,41	0,42	0,55	0,63
Минская × Marquillo	—	—	—	—	0,41	0,42	0,60	0,68
Минская × Новинка	0,42	0,41	0,43	0,53	0,41	0,41	0,58	0,64
Минская × Скала	0,40	0,41	0,41	0,53	0,39	0,41	0,57	0,68

тому, с фотостабильностью нативного хлорофилла [14, 21]. Так, установлено [21], что естественное УФ-излучение снижает содержание пластидных пигментов в листьях, а искусственное УФ-освещение повышает его.

Приведенные факты свидетельствуют о возможной сверхчувствительности растений к высокой, а в некоторых случаях и к нормальной интенсивности освещения. Можно предположить, что подобная сверхчувствительность присуща и некротическим гибридам, вследствие чего разрушение хлорофилла у них на ранних этапах развития протекает в условиях искусственного климата медленнее, чем в поле.

Анализ данных табл. 1—3 показывает, что нет полного соответствия между силой аллелей генов гибридного некроза, входящих в генотипы гибридов, и дефицитом отдельных видов пигментов. Видимо, некротические генотипы скорее определяет сумма распада хлорофилла *a* и *b*.

Нарушения в процессе образования и накопления хлорофилла, отмеченные у некротических гибридов, ведут в дальнейшем к депрессии растений, что в итоге влияет на их продуктивность.

Наследование количественных признаков продуктивности в первом поколении гибридов, имеющих сочетание комплементарных генов гибридного некроза, определяется сочетанием различных аллелей генов гибридного некроза [1, 10, 12, 19, 23, 24].

Во все годы гибриды с участием сорта Минская достоверно превосходили по показателям продуктивности соответствующие гибриды с участием сорта Koga II. Эти различия логично следуют из того факта, что у сорта Минская аллель средней силы гена Ne_2 , а у сорта Koga II — среднесильный аллель этого гена. Из табл. 4 видно, что масса и число

Таблица 4

Наследование количественных признаков гибридами яровой пшеницы

Гибридная комбинация	Масса зерна с растения, г				Число зерен с растения, шт.			
	1975 г.	1976 г.	1977 г.	среднее	1975 г.	1976 г.	1977 г.	среднее
Минская X Новинка	3,9	6,6	7,9	6,1	110,9	152,8	191,1	151,6
Минская X Скала	3,9	6,5	6,2	5,5	106,5	144,8	147,3	132,9
Минская X Альбидум 43	2,4	3,6	4,2	3,4	71,1	92,4	102,9	88,8
Кога II X Новинка	0,6	0,4	0,4	0,5	43,4	87,9	51,9	61,1
Кога II X Скала	0,8	0,6	0,8	0,7	61,2	80,4	59,5	67,0
Кога II X Альбидум 43	1,7	—	5,9	3,8	109,8	—	137,2	123,5
НСР ₀₅	0,4	0,7	0,8		12,5	13,9	15,9	

Таблица 5

Наследование количественных признаков гибридами F₁ и F₂

Покое- ление	Минская X Новинка	Минская X Скала	Минская X Альбидум 43	Минская X Marquillo	Кога II X Новинка	Кога II X Скала	Кога II X Альбидум 43	Кога II X Marquillo	НСР ₀₅
Масса зерна с растения, г									
1976 г.									
F ₁	6,6	6,5	3,6	—	0,4	0,6	—	—	
F ₂ ^N	0,6	0,7	0,7	—	0,5	0,4	1,7	—	0,5
F ₂ ^H	5,0	5,4	5,5	—	5,1	6,1	5,0	—	
1977 г.									
F ₁	7,8	6,2	4,2	6,3	0,4	0,8	5,3	0,3	
F ₂ ^N	0,4	0,3	1,2	0,2	0,4	1,5	1,7	0,5	1,0
F ₂ ^H	5,6	5,6	4,4	6,4	6,0	6,5	5,5	8,1	
Среднее									
F ₁	7,2	6,3	3,9	—	0,4	0,7	—	—	
F ₂ ^N	0,5	0,5	0,9	—	0,4	0,8	1,7	—	
F ₂ ^H	5,3	5,5	4,9	—	5,5	6,3	5,2	—	
Число зерен с растения, шт.									
1976 г.									
F ₁	152,8	144,8	92,4	—	87,9	80,4	—	—	
F ₂ ^N	55,0	60,7	65,0	—	45,3	37,5	63,3	—	11,4
F ₂ ^H	125,2	137,7	124,4	—	131,5	161,9	127,1	—	
1977 г.									
F ₁	191,1	147,3	102,9	136,3	51,9	59,5	137,2	31,4	
F ₂ ^N	33,7	33,5	72,9	17,7	41,2	80,7	77,8	43,1	20,5
F ₂ ^H	145,6	140,4	104,0	142,8	169,5	175,8	140,0	204,9	
Среднее									
F ₁	171,9	146,0	97,6	—	69,9	69,9	—	—	
F ₂ ^N	44,3	47,1	68,9	—	43,2	59,1	70,5	—	
F ₂ ^H	135,4	139,0	114,2	—	150,5	168,8	133,5	—	

зерен с растения у гибрида Минская×Новинка выше, чем у гибрида Koga II×Новинка. То же можно сказать и о гибриде Минская×Скала и Koga II×Скала. При сравнении гибридов Минская×Альбидум 43 и Koga II×Альбидум 43 получается иная картина. В 1975 и 1977 г. (в 1976 г. гибрид Koga II×Альбидум 43 отсутствовал) гибрид с сочетанием более слабых аллелей Минская×Альбидум 43 уступил по продуктивности гибриду с сочетанием более сильных аллелей Koga II×Альбидум 43. Разница в обоих случаях была существенной: масса зерна и число зерен с растения у гибрида Koga II×Альбидум 43 составили 116,4% и 104,9% к среднему значению у родительских форм, а у гибрида Минская×Альбидум 43 — соответственно 83,2 и 76,7%. В данном случае может иметь место влияние генотипической среды, что выражается в степени гетерозиса, более высокой у гибрида Koga II×Альбидум 43. Рассмотренный факт свидетельствует о том, что одного знания генотипа сорта недостаточно, чтобы с полной уверенностью судить о свойствах гибрида.

Имеется ряд данных [12, 18] о том, что у растений, проявивших некроз в F_1 , в F_2 депрессия уменьшается и они приближаются к родительским формам. Этот факт, верный для всей популяции F_2 , интересно дополнить данными о характере связи количественных признаков у гибридов F_1 и F_2 , нормальных по фенотипу и некротических. В табл. 5 приведены данные о массе и числе зерен с растения у гибридов F_1 и F_2 .

Как правило, некротические гибриды F_1 превосходили по рассматриваемым показателям некротические гибриды F_2 . Только в 1977 г. у гибрида Koga II×Скала в F_2 число зерен с растения было выше, чем в F_1 . На одном уровне по продуктивности оказались F_1 и F_2 у гибридов Koga II×Новинка и Koga II×Marquillo. Теоретически можно было бы ожидать более сильной депрессии в F_2 у некротических растений, но мы ее не наблюдали в опыте. Возможно, это объясняется низкой выживаемостью некротических растений в F_2 . Так, выживаемость гибридов Koga II×Скала в 1977 г. составила 57,8%, у Koga II×Marquillo — 33,3, у Koga II×Новинка — 35,4%. По-видимому, вследствие гибели части растений с тремя и четырьмя дозами гена Ne показатели продуктивности у оставшихся в популяции некротических растений увеличиваются. Нормальные растения, выщепившиеся в F_2 , в некоторых случаях превосходили по продуктивности гибриды F_1 , например в комбинации Ко-

Т а б л и ц а 6

Расщепление гибридов яровой пшеницы в F_2

Гибриды	Наличие некроза в F_1	Проанализировано растений		Расщепление теорет.	Фактич. χ^2	
		1976 г.	1977 г.		1976 г.	1977 г.
Koga II×Скала	+	257	285	9:7	0,92	0,01
Koga II×Новинка	+	260	245	9:7	0,36	0,23
Koga II×Marquillo	+	—	292	9:7	—	0,39
Koga II×Альбидум 43	—	250	266	5:11	2,0	2,63
Минская×Скала	+	263	273	9:7	2,99	2,79
Минская×Новинка	+	265	271	9:7	1,89	0,87
Минская×Marquillo	+	—	269	9:7	—	1,42
Минская×Альбидум 43	—	259	271	5:11	3,46	2,77
Новинка×Koga II	+	245	237	9:7	0,29	0,68
Новинка×Балаганка	+	220	269	9:7	3,00	0,68
Новинка×Минская	+	256	266	9:7	2,16	0,48
Гарнет×Монокинка	+	275	262	9:7	0,78	0,001
Гарнет×Koga II	—	260	260	5:11	0,68	0,32
Гарнет×Балаганка	—	243	211	5:11	1,81	2,10
Гарнет×Минская	—	252	270	5:11	1,40	1,88
χ^2 теорет.					3,84	

га II×Скала и Коба II×Новинка, или же гибриды F₁ и F₂ находились по продуктивности на одном уровне, как в случае комбинации Коба II×Альбидум 43 и Минская×Альбидум 43. Два последних гибрида в F₁ фенотипически некроза не проявили, поэтому, естественно, нормальные растения F₂ и растения F₁ фактически не различались по числу и массе зерна.

Изучение расщепления на нормальные и некротические растения в F₂ позволило выявить две группы гибридов по этому признаку (табл. 6).

Расщепление в одной группе соответствует теоретическому 9 : 7, а в другой — 5 : 11. Там, где в F₁ некроз не проявился, т. е. в гибридных комбинациях Коба II×Альбидум 43, Минская×Альбидум 43, Гарнет×Коба II, Гарнет×Балаганка и Гарнет×Минская, расщепление 9 : 7, соответствующее наличию двух комплементарных генов, трансформировалось в расщепление 5 : 11, что и соответствует предположению об отсутствии проявления по фенотипу при наличии двух комплементарных генов некроза [23].

Заключение

В опытах показан распад хлорофилла в листьях растений пшеницы в результате комплементарного взаимодействия генов гибридного некроза. При этом установлено, что более интенсивно происходит распад хлорофилла *a*. Полученные экспериментальные данные позволяют высказать предположение, что интенсивность освещения растений влияет на распад хлорофилла у некротических гибридов.

Депрессия количественных признаков у некротических растений в F₂ определяется дозой генов гибридного некроза. При этом на средние по некротическим растениям в популяции показатели оказывают влияние сила аллелей и выживаемость гибридов. Характер расщепления на некротические и нормальные растения популяций F₂ подтверждает данные о том, что гибридный некроз вызывается двумя комплементарными генами.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бабаджанян Г. А. Вопросы генетики гибридного некроза. «Биол. журн. Армении», 1970, т. 23, № 11, с. 68—78. — 2. Бабаджанян Г. А., Бекназарян Л. Г., Петросян Д. А. Гены гибридного некроза у сортов пшеницы СССР. В сб. Арм. НИИЗ, Пшеница, 1975, № 2, с. 41—46. — 3. Бекназарян Л. Г. Гены летальности у пшеницы. В сб. Арм. НИИЗ, Пшеница, 1975, № 3, с. 34—56. — 4. Варданян Д. А. Изменение содержания аминокислот, нуклеиновых и органических кислот у летальных гибридов пшеницы. Автореф. канд. дис. Ереван, 1974. — 5. Декапрелевич Л. Л. О получении нежизнеспособных и полужизнеспособных комбинаций при скрещивании пшениц. Тр. Всесоюз. съезда по генет. селек. семеноводству и племенному животновод. Л., 1930, с. 221—227. — 6. Декапрелевич Л. Л., Наскидашвили П. П. Гибридный некроз и гибридный хлороз у пшениц Грузии и значение этого явления для селекционной работы и теоретических исследований. «Генетика», 1973, т. 9, № 8, с. 13—19. — 7. Декапрелевич Л. Л., Наскидаш-

8. П. П., Самадашвили Ц. Ш. Особенности распространения генов гибридного некроза и генов красного гибридного хлороза в аборигенных сортах и эндемичных видах пшеницы Грузии. Тез. докл. на III съезде Всесоюз. общ-ва генетик. и селекцион. им. Н. И. Вавилова. Л., «Наука», 1977, с. 134 — 8. Дикарев В. Д. Эмбриологическое и биохимическое изучение межсортных гибридов яровой мягкой пшеницы, отягощенных генами гибридного некроза. Автореф. канд. дис. М., 1977 — 9. Дорофеев В. Ф., Лубнин А. Н. О генетических системах, ответственных за депрессивное развитие гибридных растений у пшеницы. «Генетика», 1977, т. 13, № 8, с. 1341—1350. 10. Дорофеев В. Ф., Мережко А. Ф. Проблема гибридного некроза у пшеницы. «Генетика», 1969, т. 5, № 4, с. 161—167. — 11. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. М., «Колос», 1973. — 12. Косарева Г. А. Локализация генов гибридного некроза в сортах яровой пшеницы различных экологических групп и их фенотипическое действие. Автореф. канд. дис. М., 1976 — 13. Костюченко И. А. Яв-

ление преждевременной гибели при скрещивании пшениц. «Социалистическое растениеводство», 1936, № 19, с. 127—137. — 14. Ланг Ф., Воробьева Л. М., Красновский А. А. Изменение различных форм пигментов в листьях мутантных и нормальных растений под действием света. «Биофизика», 1969, т. 14, вып. 2, с. 245—254. — 15. Петросян А. С. Определение хлорофилла у некротических гибридов пшеницы. «Биол. журн. Армении», 1973, т. 26, № 2, с. 108—109. — 16. Пираковский И. А. Изучение способов преодоления депрессии инцухта у ржи и гибридного некроза у пшеницы. Автореф. канд. дис. Харьков, 1972. — 17. Пухальский В. А. Распространение генов гибридного некроза в яровых и озимых сортах мягкой пшеницы СССР. «Изв. ТСХА», 1972, вып. 6, с. 73—79. — 18. Пухальский В. А., Данаилов Ж. К вопросу о продуктивности гибридов пшеницы, проявив-

ших в F_1 депрессию под влиянием complementary генов некроза. «Докл. ТСХА», 1972, вып. 182, с. 169—173. — 19. Пухальский В. А., Козленко Л. В. Гибридный некроз у пшеницы «С. х. биология», 1969, т. 4, № 1, с. 44—50. — 20. Рокицкий П. Ф. Статистическая генетика. Минск, 1978. — 21. Шайдуров В. С., Восканян В. Е., Наринян С. Г., Делла-Росса Л. Г. Влияние повышенного естественного и искусственного ультрафиолетового излучения на содержание пигментов пластид в листьях растений. «Биол. журн. Армении», 1966, т. 19, № 3, с. 14—18. — 22. Шлык А. А. О спектрофотометрическом определении хлорофиллов а и в. «Биохимия», 1968, т. 33, вып. 2, с. 275—285. — 23. Hermesen I. G. Th. "Euphytica", 1959, vol. 8, N 1, p. 37—52. — 24. Hermesen I. G. Th. "Euphytica", 1963, vol. 12, N 2, p. 1—16. — 25. Zeven A. C. "Euphytica", 1971, vol. 20, N 2, p. 253—254.

Статья поступила 19 апреля 1978 г.

SUMMARY

A many-sided characteristic of necrotic hybrids of the first and the second hybrid generations is given on the base of experimental data obtained in the field trial in 1975—1977 and in the greenhouse trial in 1977. Chlorophyll decay in the leaves of wheat caused by complementary interaction of hybrid necrosis genes has been shown.

Quantitative characteristics of necrotic hybrids in populations of the first and second generations have been also studied. The results of the analysis of splitting in the second hybrid generation confirmed the conclusion about hybrid necrosis being caused by two complementary genes.