

УДК 633.11:[631.527.5+631.523.1

## ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ ПШЕНИЦЫ

С. В. ИВАНОВА, В. П. КОЛЕСНИКОВА

(Кафедра генетики, селекции и семеноводства полевых культур)

Одной из проблем межвидовой гибридизации является стабилизация мейоза у гибридов. При скрещивании видов с разным числом хромосом во втором и последующих поколениях происходит расщепление по числу хромосом. Растения с несбалансированным числом хромосом характеризуются, как правило, слабым развитием и низкой продуктивностью. Сколь сильны нарушения мейоза у анеуплоидов, выщепляющихся при межвидовой гибридизации, изучено недостаточно. У части гибридных растений число хромосом равно их числу у родительских форм. Исследования [1, 2] показывают, что некоторым из таких эуплоидных растений также свойственны нарушения в мейозе.

Пока что не выяснено, в какой степени связаны нарушения мейоза у межвидовых гибридов с озерненностью. Этому вопросу и была посвящена данная статья.

### Материал и методика

Работа проведена в 1979—1981 гг. Изучали мейоз и озерненность у второго поколения межвидовых гибридов от скрещивания *T. compactum* Host. ( $2n=42$ ) и *T. durum* Desf. ( $2n=28$ ). Две формы *T. compactum* Host., номера каталога ВИР которых К-33330 (разновидность *erinaceum*) и К-39765 (*incterinum*), были материнскими, а *T. durum* Desf. сорт Народная (*hordieforme*) — отцовской.

Колосья на мейоз брали с боковых стеблей этикетированных растений и фиксировали в фиксаторе Ньюкомера. Цитологические исследования проводили на временных давленных препаратах, окрашенных ацетокармином. По комбинации К-33330×Народная анализировалось 60 колосьев, по К-39765×Народная — 89 колосьев.

### Результаты и их обсуждение

При изучении мейоза у гибридов  $F_1$  выявлена довольно высокая степень гомологии хромосом *T. compactum* и *T. durum*: гибриды  $F_1$  дают в среднем 13,85—13,89 бивалентов, т. е. большая часть хромосом (по-видимому, геномов А и В) гекса- и тетраплоидной пшеницы конъюгирует (табл. 1). Интересен факт, что во многих клетках гибридов  $F_1$  К-33330×Народная наблюдались мультиваленты. Тенденция к этому отмечена у исходной *T. compactum* (0,47%), но у гибридов она явно усилилась, возможно, за счет хромосомных aberrаций, в частности транслокаций, которые могли произойти в результате эффекта отдаленной гибридизации. Больше число открытых бивалентов, и особенно унивалентов, у гибридов  $F_1$  — до 11 в комбинации К-33330×Народная и до 15 в комбинации К-39765×Народная вместо ожидаемых 7 (гена D) — свидетельствует об определенных различиях хромосом ге-

Характеристика мейоза и озерненности родительских форм гибридов  $F_1$  *T. compactum* × *T. durum*, 1979, 1981 гг.

Родительская форма, гибрид	Клеток в МI, шт	Открытых бивалентов, от — до	Унивалентов, от — до	Клеток с мультивалентами, %	Средняя формула MI	Мейотический индекс, %	Число зерен на колосок, шт.
К-33330	212	0—3	0—2	0,47	$20,99_{II} + 0,001_{IV} + 0,02_I$	98,92	2,57
К-33330 × Народная	202	0—7	5—11	21,78	$13,89_{II} + 0,01_{IV} + 7,17_I$	24,31	1,22
К-39765 × Народная	282	0—2	0—2	—	$13,99_{II} + 0,01_I$	99,38	2,49
К-39765	201	0—9	7—15	1,00	$13,85_{II} + 0,01_{IV} + 7,26_I$	14,64	0,98
	279	0—5	0—2	—	$20,97_{II} + 0,06_I$	97,34	2,45

номов А и В *T. compactum* и *T. durum*, что затрудняет их полную конъюгацию.

Несбалансированность хромосомного набора у пентаплоидных гибридов  $F_1$ , а возможно, и определенная дисфункция веретена деления явились причиной значительных нарушений в мейозе и в следующих за метафазой I (MI) фазах: анафазе I, телофазе I, интеркинезе и во втором делении. Важным показателем нормального течения мейоза цитологи считают мейотический индекс, или процент нормальных тетрад. В наших опытах у родительских форм он был действительно высоким (97—99 %), что говорит о цитологической стабильности скрещиваемых форм. Гибриды  $F_1$  характеризовались очень низкими его значениями (14,6 и 24,3 %).

Расчет коэффициентов корреляции между некоторыми показателями мейоза, фертильностью пыльцы и озерненностью колоса выявил наличие интересных связей. В частности, установлена тесная связь ( $r > 0,85$ ) между фертильностью пыльцы и количеством конъюгирующих хромосом, унивалентных хромосом, количеством нормальных тетрад и числом микроядер на спороцит. Кроме того, обнаружены высокие коэффициенты корреляции ( $r > 0,9$ ) между озерненностью и количеством унивалентных хромосом, числом нормальных тетрад и фертильностью пыльцы. Таким образом, у форм *T. compactum* и их гибридов  $F_1$  с *T. durum* существует высокая корреляция между показателями мейоза, фертильностью пыльцы и озерненностью колоса.

Исходя из данных метафазы I, гаметы у пентаплоидных гибридов  $F_1$  должны нести от 14 до 21 хромосомы, что действительно подтверждается подсчетом хромосом в анафазе I. В соответствии с этим положением находится и расщепление  $F_2$  по числу хромосом. Гибридная популяция  $F_2$  состоит из растений с числом хромосом от 28 до 42, т. е. представлена 15 различными хромосомными группами (табл. 2 и 3).

Гибридные растения с 28 и 42 хромосомами мы называем зуплоидными, так как число хромосом у них соответствует числу хромосом родительских сортов. Но, несмотря на числовую сбалансированность хромосомных наборов, мейоз у этих растений в большинстве случаев протекает с заметными нарушениями. У 28-хромосомных растений наблюдается повышенное (по сравнению с 28-хромосомным родителем) количество открытых бивалентов и унивалентов (до 4—6 в зависимости от комбинации). Здесь могут сказаться и естественные различия хромосом геномов А, В у тетра- и гексаплоидных пшениц. Кроме того, возможно, что отдаленная гибридизация создает благоприятный фон для активации генов десинапсиса и хромосомных aberrаций, снижающих гомологию (транслокации, делеции, дубликации). Униваленты не

Характеристика мейоза и озерненность гибридов F<sub>2</sub> К-33330 × Народная, 1980, 1981 гг.

2n	Клеток MI, шт.	Открытых бивалентов, от—до	Унивалент- тов, от—до	Клеток с мультивалентами, %	Средняя формула MI	Мейотиче- ский индекс, %	Число зерен на колосок, шт.
28	62	0—5	0—4	1,61	13,56 <sub>II</sub> +0,89 <sub>I</sub>	37,9—97,9 (86,5)	0,1—2,5 (1,48)
29	34	0—2	1—3	—	13,54 <sub>II</sub> +1,93 <sub>I</sub>	90,2—97,9 (94,7)	0,1—2,2 (0,96)
30	47	0—6	2—10	3,70	12,96 <sub>II</sub> +4,08 <sub>I</sub>	42,6—67,3 (56,2)	0,1—0,9 (0,42)
31	42	1—6	3—7	—	14,06 <sub>II</sub> +2,87 <sub>I</sub>	27,3—86,7 (59,6)	0,5—1,9 (1,12)
32	83	0—6	0—6	13,70	13,98 <sub>II</sub> +0,01 <sub>III</sub> + +0,01 <sub>IV</sub> +3,96 <sub>I</sub>	22,5—92,0 (55,5)	0,4—1,5 (0,94)
33	51	0—5	1—5	13,73	14,98 <sub>II</sub> +0,01 <sub>III</sub> + +0,01 <sub>IV</sub> +2,98 <sub>I</sub>	16,2—89,4 (55,5)	0,3—1,9 (0,96)
34	49	0—5	2—6	2,56	14,97 <sub>II</sub> +4,06 <sub>I</sub>	3,0—82,2 (41,9)	0,3—1,3 (0,74)
35	43	0—8	3—7	—	14,88 <sub>II</sub> +5,23 <sub>I</sub>	11,1—77,0 (42,4)	0,1—0,5 (0,27)
36	31	0—5	2—8	6,45	15,01 <sub>II</sub> +0,01 <sub>IV</sub> +5,94 <sub>I</sub>	39,1—63,2 (53,2)	0,4—1,2 (0,77)
38	52	0—5	2—6	21,15	17,48 <sub>II</sub> +0,02 <sub>IV</sub> +2,96 <sub>I</sub>	26,1—85,7 (56,3)	0,2—0,8 (0,46)
39	50	0—6	3—9	14,00	16,94 <sub>II</sub> +0,01 <sub>IV</sub> +5,12 <sub>I</sub>	14,4—63,5 (44,9)	0,7—2,3 (1,43)
40	37	0—12	0—6	7,41	18,93 <sub>II</sub> +0,01 <sub>IV</sub> +2,11 <sub>I</sub>	78,4—98,3 (91,2)	0,5—2,2 (1,38)
41	31	0—6	1—5	—	18,97 <sub>II</sub> +3,06 <sub>I</sub>	37,5—44,0 (40,8)	0,8—1,1 (0,94)
42	39	0—6	0—6	37,93	19,92 <sub>II</sub> +0,03 <sub>III</sub> +2,07 <sub>I</sub>	87,5—97,6 (93,2)	1,7—2,2 (1,9)

П р и м е ч а н и е. Здесь и в табл. 3 в скобках даны средние значения по хромосомной группе.

всегда включаются в ядро, образуя микронуклеусы, поэтому мейотический индекс (% нормальных тетрад) у растений этой хромосомной группы в ряде случаев был низкий (37,9 и 80,7 % по комбинациям при почти 98 % у сорта Народная).

В то же время следует отметить и высокую степень стабилизации мейоза у отдельных 28-хромосомных растений F<sub>2</sub>, у которых не было унивалентов в MI, а мейотический индекс равнялся 100 %.

Что касается 42-хромосомной группы, то и здесь, несмотря на полную количественную сбалансированность хромосомных наборов, мейоз не всегда протекает нормально: в MI встречаются открытые биваленты и униваленты (до 2—6 на клетку), нижний предел мейотического индекса 40,4 и 87,5 %. В комбинации К-33330×Народная обнаружено около 40 % клеток с мультивалентами. Все это свидетельствует о незавершенности в целом стабилизации мейоза, хотя в ряде случаев мейотический индекс у гибридов F<sub>2</sub> этой группы равен 100 %, а средняя формула MI 21<sub>II</sub>.

Нарушения в мейозе анеуплоидных групп связаны не только с перекombинацией хромосом геномов А, В гекса- и тетраплоидных родительских форм, но и с несбалансированностью по хромосомам генома D.

В группах, приближающихся к эуплоидным (количество хромосом 29—31, 40, 41), мейоз в целом протекает с меньшими нарушениями, чем

Характеристика мейоза и озерненность гибридов F<sub>2</sub> К-39765 × Народная, 1980, 1981 гг.

2n	Клеток в MI, шт.	Открытых бивалентов, от — до	Унивалентов, от — до	Клеток с мультивалентами, %	Средняя формула MI	Мейотический индекс, %	Число зерен на колосок, шт.
28	92	0—8	0—6	3,36	13,98 <sub>II</sub> +0,01 <sub>IV</sub>	80,7—100 (95,6)	0,1—2,6 (1,11)
29	48	0—7	1—5	—	13,50 <sub>II</sub> +2,00 <sub>I</sub>	27,2—89,7 (59,3)	0,2—1,4 (0,73)
30	53	0—6	0—4	7,55	13,92 <sub>II</sub> +0,01 <sub>IV</sub> +2,12 <sub>I</sub>	25,0—78,2 (51,1)	0,1—2,5 (0,70)
31	64	1—9	1—7	7,41	13,51 <sub>II</sub> +0,01 <sub>IV</sub> +3,94 <sub>I</sub>	11,2—72,6 (33,3)	0,1—1,2 (0,45)
32	54	0—7	2—6	2,94	13,98 <sub>II</sub> +4,04 <sub>I</sub>	10,3—67,1 (34,1)	0,1—1,7 (0,83)
33	38	0—5	1—7	7,14	14,90 <sub>II</sub> +0,01 <sub>IV</sub> +3,16 <sub>I</sub>	5,0—75,6 (30,4)	0,1—0,7 (0,39)
34	46	0—7	2—6	4,35	14,93 <sub>II</sub> +0,01 <sub>IV</sub> +4,11 <sub>I</sub>	11,9—91,7 (62,1)	0,3—3,0 (1,51)
35	43	0—13	1—7	4,65	15,53 <sub>II</sub> +0,01 <sub>IV</sub> +3,91 <sub>I</sub>	11,2—89,5 (46,4)	0,3—0,8 (0,5)
36	61	0—6	2—10	11,48	15,87 <sub>II</sub> +0,01 <sub>IV</sub> +4,23 <sub>I</sub>	9,6—61,5 (23,5)	0,3—1,9 (0,98)
37	78	0—11	3—9	17,95	15,93 <sub>II</sub> +0,02 <sub>IV</sub> +5,06 <sub>I</sub>	17,2—90,7 (53,5)	0,2—2,1 (1,24)
38	71	0—9	2—12	11,27	16,84 <sub>II</sub> +0,01 <sub>IV</sub> +4,27 <sub>I</sub>	12,3—92,5 (41,0)	0,7—2,6 (1,41)
39	89	0—8	1—9	7,87	17,39 <sub>I</sub> +0,01 <sub>IV</sub> +4,18 <sub>I</sub>	3,0—97,3 (56,2)	0,5—3,2 (1,66)
40	61	2—6	2—8	9,80	18,33 <sub>II</sub> +0,01 <sub>IV</sub> +3,30 <sub>I</sub>	6,7—90,2 (36,0)	0,6—2,4 (1,59)
41	20	1—6	1—5	—	19,02 <sub>II</sub> +2,96 <sub>I</sub>	75,3—78,8 (75,6)	2,2—2,6 (2,41)
42	94	0—7	0—2	—	21 <sub>II</sub>	40,4—100 (89,0)	1,7—2,6 (2,3)

в промежуточных. В последних наблюдаются большее число открытых бивалентов, унивалентов, значительное отставание унивалентных хромосом, образование микроядер, мультивалентов. Отмечен очень широкий размах по мейотическому индексу: в ряде хромосомных групп этот признак варьирует от 3—6 до 80—97%. Только у 29-хромосомной группы комбинации К-33330×Народная (табл. 2) значения этого показателя высокие и мало варьируют (90,2—97,9%).

Образование мультивалентов свидетельствует о генетических рекомбинациях, которые могут оказаться ценными в селекционном плане.

Озерненность гибридов F<sub>1</sub>, которая в определенной мере отражает совместимость скрещиваемых видов, у изученных комбинаций весьма невысока. Если у родительских форм в колоске содержится в среднем 2,5 зерна, то у гибридов — 0,98 и 1,22 (по комбинациям). Этот показатель в F<sub>1</sub> тесно связан с характером мейоза:  $r \geq 0,9$  (табл. 1).

В F<sub>2</sub> озерненность колосков варьирует от 0,1 до 3,2 зерен на колосок при средних значениях 0,39—2,41. Самые высокие значения получены по 28- и 42-хромосомным группам в комбинации К-33330×Народная и по 41- и 42-хромосомным группам в комбинации К-39765×Народная (табл. 2, 3).

Таким образом, F<sub>2</sub> представляет собой сложную популяцию, характеризующуюся большой разнокачественностью не только по количеству хромосом, но и по их составу, следствием чего является расщепление по характеру мейоза, морфологическим и другим признакам да-

же в пределах одной хромосомной группы. По-видимому, это служит причиной ослабления связей, так четко выявленных при анализе  $F_1$ . Высокий коэффициент корреляции (0,9) между нарушениями в мейозе и озерненностью обнаружен нами в  $F_2$  только у 28-хромосомной группы комбинации К-33330×Народная.

### Выводы

1. Мейоз у гибридов  $F_1$  *T. compactum*×*T. durum* характеризуется большим количеством нарушений. Наличие у них в метафазе около 14 бивалентов свидетельствует о довольно высокой гомологичности геномов А и В этих видов пшениц.

2. Нарушения в мейозе  $F_2$ , особенно в эуплоидных 28- и 42-хромосомной группах, не связанные с дисбалансом хромосом генома D, в значительной степени являются результатом определенной разнокачественности хромосом геномов А и В тетра- и гексаплоидных пшениц, которую виды *T. compactum* и *T. durum* приобрели в процессе эволюции.

3. Стабилизация мейоза у гибридов изученных комбинаций, по-видимому, связана с конкретным набором хромосом, так как она различна даже в пределах одной хромосомной группы.

4. Между характером мейоза, фертильностью пыльцы, озерненностью колоса обнаружена тесная связь, которая особенно четко проявляется в  $F_1$ .

5. Среди гибридов  $F_2$  отмечены растения с нормальным мейозом и высокой продуктивностью колоса.

### ЛИТЕРАТУРА

1. Будашкина Е. Б., Коробейникова Н. П., Калинин Н. П. Цитогенетическое изучение межвидовых гибридов пшеницы и их селекционное значение. — В сб.: Цитогенетика гибридов, мутаций и эволюция кариотипа. Новосибирск: Наука, 1977, с. 79—112. — 2. Лапочкина И. Ф. Цитогенетическое изучение межвидовых гибридов *T. spelta* L.×*T. durum* Desf. — Автореф. канд. дис. М., 1981.

Статья поступила 2 ноября 1982 г.

### SUMMARY

In two combinations of *T. compactum* Host.×*T. durum* Desf. meiosis and percentage of kernels in hybrids  $F_1$  and  $F_2$  were studied. In  $F_2$  of these species rather high homologousness of genomes A and B was found. Disturbances in meiosis in  $F_2$ , especially in euploid groups, which are not connected with the balance of chromosomes of genome D, are largely determined by different chromosome quality of genomes A, B in tetraploid and hexaploid wheats, acquired by the species in the process of evolution.

Stabilization of meiosis in these hybrids is likely to be connected with a concrete set of chromosomes.

High correlation was found between the character of meiosis, fertility of pollen and percentage of kernels, which was especially marked in  $F_1$ . Among the hybrids  $F_2$  plants with normal meiosis and high ear productivity were found.

---

Сечняк Л. К., Сулима Ю. Г. Тритикале.— М.: Колос, 1984 (IV кв.).— 18 л.— (Науч. труды ВАСХНИЛ).— В пер.: 1 р. 80 к. 3803030101

В монографии дано морфобиологическое описание тритикале в аспекте основных направлений их селекционного улучшения (плодовитость, выполненность зерна, продуктивность, раннеспелость, засухоустойчивость, зимостойкость, устойчивость к полеганию).

Отражены наиболее актуальные задачи и направления селекции тритикале. Особое

внимание уделено нетрадиционным селекционным подходам к улучшению тритикале на трех основных этапах их селекции (первичный синтез, полиплоидизация, вторичный рекомбиногенез). Описаны методы синтеза первичных линий тритикале и их селекционного улучшения, способы создания вторичных линий и трехвидовых тритикале.

Приведены разные направления использования зерна этой культуры.

Для научных работников — растениеводов, селекционеров, биологов.