

# СЕЛЕКЦИЯ ПОЛЕВЫХ КУЛЬТУР

Известия ТСХА, выпуск 2, 1988 год

УДК 631.523:633.11

## ОСОБЕННОСТИ ФОРМООБРАЗОВАТЕЛЬНОГО ПРОЦЕССА У ОТДАЛЕННЫХ ГИБРИДОВ ПШЕНИЦЫ T. COMPACTUM X T. DURUM

С. В. ИВАНОВА, В. П. КОЛЕСНИКОВА

(Кафедра генетики, селекции и семеноводства полевых культур)

В работе приводятся данные об особенностях  $F_3$  T. compactum x T. durum, частоте встречаемости растений, различающихся по типу колоса в  $F_2$  и  $F_3$ , представлено фенотипическое разнообразие гибридов, охарактеризован мейоз эуплоидных линий  $F_3$ . В частности, показано, что мейоз у последних более стабилизирован, чем в  $F_2$ , но ряд линий имеет нарушения, наблюдаются случаи потери и приобретения хромосом. Из популяции  $F_3$  выделены линии, имеющие селекционную ценность.

В создании исходного материала для выведения новых высокопродуктивных сортов возрастающее значение приобретает отдаленная гибридизация. Этим методом получен ряд сортов твердой и мягкой пшеницы: Харьковская 46, Новомичуринка, Стевард, Уэллс, Саратовская 29, Ботаническая 2, Мелянопус 7 и др.

В последнее время возрос интерес к методологическим и теоретическим аспектам межвидовой гибридизации, в частности к особенностям формообразовательного процесса, закономерностям мейоза, наследования морфометрических признаков у ранних поколений межвидовых гибридов в целях выявления возможности выделения форм, представляющих интерес для селекции.

В ряде работ по отдаленной гибридизации пшеницы, появившихся в последние годы, представлены в основном результаты изучения  $F_1$  и  $F_2$  межвидовых гибридов [1—9]. Третье поколение гибридов изучено менее подробно из-за большого объема работы и сложности обобщения закономерностей формообразования, расщепления по числу хромосом, особенностей мейоза и продуктивности. К тому же имеющиеся сведения разноречивы. В нашей работе представлены данные о некоторых особенностях третьего поколения межвидовых гибридов T. compactum и T. durum.

### Методика

Объект исследования — гибриды  $F_3$  T. compactum ( $2n = 42$ ) и T. durum ( $2n = 28$ ). Три формы T. compactum, номера каталога ВИР которых К-33330, К-36405 (разновидность eginaceum) и К-39765 (icterinum) использовались при скрещивании в качестве материнских форм, а T. durum, сорт Народная (hordeiforme) — в качестве отцовской формы. Исследования проводили в 1979—1982 гг. в полевых условиях на территории Лаборатории селекции и генетики полевых культур ( $F_3$

сеяли на метровых делянках с междурядьями 20 см и расстоянием между растениями 4 см). 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 x Народная анализировалось 913 растений, по К-36405 x Народная — 322, по К-39765 x Народная — 375 растений.

### Результаты

Сопоставление фенотипических особенностей гибридов во втором и третьем поколениях показало, что в популяциях всех изучаемых комбинаций количество растений с промежуточным типом колоса уменьшается (табл. 1) и соответственно увеличивается количество растений, имеющих фенотип родительских форм.

Частота встречаемости растений, различающихся по типу колоса (%)  
в F<sub>2</sub> (1980 г.) и F<sub>3</sub> (1981 г.)

Тип колоса	К-33330×Народная		К-36405×Народная		К-39765×Народная	
	F <sub>2</sub>	F <sub>3</sub>	F <sub>2</sub>	F <sub>3</sub>	F <sub>2</sub>	F <sub>3</sub>
<i>T. durum</i>	24,00	32,86	10,16	22,67	21,82	50,67
Промежуточный	47,33	9,97	57,03	19,88	47,27	25,07
<i>T. compactum</i>	24,67	53,24	10,94	23,29	22,73	12,88
<i>T. aestivum</i>	2,00	3,94	21,88	33,85	7,27	7,92
<i>T. carthlicum</i>	—	—	—	0,31	—	—
<i>T. dicoccum</i>	—	—	—	—	—	3,47
Сферококкоид	—	—	—	—	0,91	—

Представляет также интерес факт увеличения во всех комбинациях количества растений, имеющих тип колоса мягкой пшеницы. Происходит это, по-видимому, за счет группы растений, имеющих в F<sub>2</sub> промежуточное количество хромосом. Данные табл. 2 показывают, что во всех комбинациях из указанной группы выщепляется большое количество растений фенотипов *T. durum*, *T. compactum*, *T. aestivum*.

Промежуточный тип колоса в этих группах не является доминирующим. Так, в F<sub>3</sub> из группы с 29—41 хромосомой выщеплялось в зависимости от комбинации 16—39 % растений с таким типом колоса, тогда как в F<sub>2</sub> — более половины.

Из групп, имеющих в F<sub>2</sub> 29—35 хромосом, во всех комбинациях выщеплялось больше растений, имеющих тип твердой пшеницы, а в группах с 36—41 хромосомой в F<sub>2</sub>, имеющих тип *T. compactum* или *T. aestivum*. Из промежуточных групп в комбинации К-36405 х Народная выщепилось одно растение типа *T. carthlicum*, из К-39765Х Народная — 13 растений типа *T. dicoccum*.

Среди 28-хромосомных растений F<sub>3</sub> в комбинации К-33330 х Народная встречались растения с промежуточным типом колоса.

Фенотипическое разнообразие гибридов *T. compactum* х *T. durum* представлено на рис. 1.

Гибриды F<sub>3</sub> как из эуплоидных, так и из промежуточных хромосомных групп расщеплялись по форме колоса, форме колосковых чешуй, окраске колоса, остистости, опушению колоса, трудности обмолота. Выявить закономерности расщепления по остистости и цвету колоса гибридов F<sub>3</sub> не удалось. Стоит отметить, однако, что безостых растений

Таблица 2

Распределение растений с разным числом хромосом по типам в F<sub>3</sub> (%). 1981 г.

2n в F <sub>3</sub>	<i>T. durum</i>	Промежуточный	<i>T. compactum</i>	<i>T. aestivum</i>	<i>T. carthlicum</i>	<i>T. dicoccum</i>
К-33330×Народная						
28	9,5	1,5	0,2	—	—	—
29—35	18,2	6,5	4,3	1,2	—	—
36—41	3,5	2,0	14,1	2,3	—	—
42	1,5	—	34,6	0,4	—	—
К-36405×Народная						
28	4,7	—	—	—	—	—
29—35	9,9	9,6	4,7	3,7	—	—
36—41	7,5	10,3	9,3	13,7	0,3	—
42	0,6	—	8,1	17,7	—	—
К-39765×Народная						
28	25,3	—	1,3	—	—	—
29—35	13,9	12,8	1,6	1,9	—	3,2
36—41	8,5	12,3	4,3	6,1	—	0,3
42	2,9	—	5,6	—	—	—

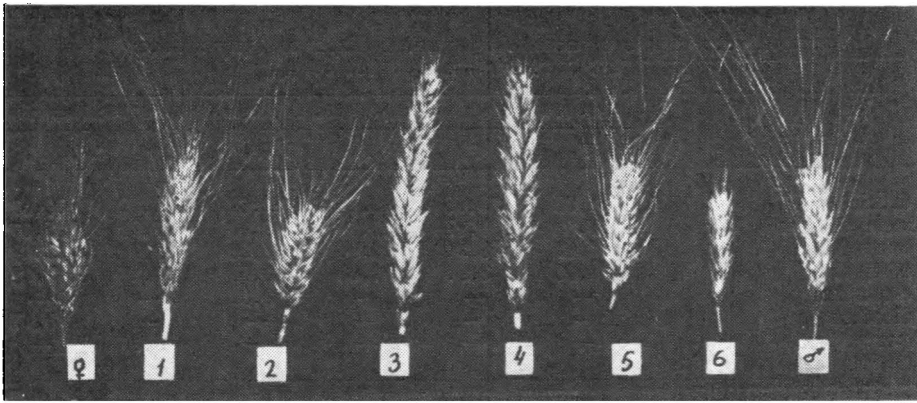


Рис. 1. Фенотипическое разнообразие гибридов *T. compactum* x *T. durum*.

в популяции встречалось в зависимости от комбинации 5—20%. В популяциях  $F_3$  наряду с появлением колосьев белого цвета (5—30% в зависимости от комбинации) обнаружено выщепление из группы с промежуточным количеством хромосом черноколосых растений (0,5—5%). Это может быть связано с деблокированием действия гена, определяющего цвет колоса, либо комплементарным действием генов, определяющих цвет колоса. Подобные факты отмечались в работе [3]. Растения с трудным обмолотом имели фенотип *T. dicossum*, а некоторые— *T. aestivum*.

Таким образом, популяции  $F_3$  *T. compactum* x *T. durum* фенотипически неоднородны, формообразовательный процесс в них идет активно.

Чтобы выяснить, имеется ли генетическая однородность в  $F_3$  у 28- и 42-хромосомных линий, был проведен анализ мейоза некоторых линий. Результаты изучения микроспорогенеза у ряда эуплоидных линий  $F_3$  свидетельствуют о малом количестве нарушений в мейозе: у них небольшое число открытых бивалентов и унивалентов, мейотический индекс большинства линий выше 90% (табл. 3, 4).

Таблица 3  
Характеристика мейоза растений  $F_3$  28-хромосомных линий, 1981 г.

№ линии	Клетки в М1	Открытые биваленты	Униваленты	Клетки с мультивалентами, %	Средняя формула	Мейотический индекс, %
Народная	282	0—2	0—2	—	$13,99_{II} + 0,01_I$	99,38
К-33330 x Народная						
22	50	0—1	0—2	—	$13,97_{II} + 0,06_I$	96,36
25	58	0—2	—	—	$14,00_{II}$	100
31	56	0—4	0—4	—	$13,93_{II} + 0,14_I$	97,78
33	48	0—2	0—1	—	$14,00_{II} + 0,52_I$	67,98
34	53	0—4	0—2	—	$13,88_{II} + 0,24_I$	98,93
37	54	0—1	—	—	$14,00_{II}$	100
К-36405 x Народная						
3	48	0—6	0—4	6,56	$14,00_{II} + 0,01_{IV} + 1,25_I$	67,22
9	51	0—3	0—2	7,84	$14,00_{II} + 0,01_{IV} + 0,89_I$	72,16
К-39765 x Народная						
11	56	0—3	0—1	—	$14,00_{II} + 0,34_I$	89,92
13	49	0—3	0—6	—	$14,00_{II} + 1,61_I$	29,92
15	48	0—2	—	—	$14,00_{II}$	100
17	46	0—2	0—2	—	$14,00_{II} + 0,89_I$	78,84
18	61	0—3	0—2	—	$13,82_{II} + 0,36_I$	98,10
21	62	0—2	0—2	—	$13,93_{II} + 0,14_I$	98,26

Характеристика мейоза растений F<sub>3</sub> 42-хромосомных линий, 1981 г.

№ линии	Клетки в MI	Открытые биваленты	Униваленты	Клетки с мультивалентами, %	Средняя формула	Мейотический индекс, %
К-33330	212	0—3	0—2	0,47	20,99 <sub>II</sub> + 0,001 <sub>IV</sub> + 0,02 <sub>I</sub>	98,92
К-33330 × Народная						
57	51	0—3	0—2	—	20,88 <sub>II</sub> + 0,24 <sub>I</sub>	94,43
58	56	0—4	0—4	—	20,93 <sub>II</sub> + 0,14 <sub>I</sub>	99,58
59	54	0—3	0—6	—	20,80 <sub>II</sub> + 0,41 <sub>I</sub>	96,34
62	54	0—2	0—2	—	20,96 <sub>II</sub> + 0,08 <sub>I</sub>	99,80
63	50	0—4	0—2	6,00	20,98 <sub>II</sub> + 0,001 <sub>IV</sub>	98,21
70	53	0—1	0—4	—	20,97 <sub>II</sub> + 0,06 <sub>I</sub>	97,74
К-36405	332	0—5	0—4	—	20,97 <sub>II</sub> + 0,06 <sub>I</sub>	99,72
К-36405 × Народная						
39	56	0—7	0—2	—	20,97 <sub>II</sub> + 0,06 <sub>I</sub>	98,18
43	53	0—2	0—2	—	20,44 <sub>II</sub> + 1,12 <sub>I</sub>	84,33
41	57	0—5	0—4	—	20,93 <sub>II</sub> + 0,14 <sub>I</sub>	98,28
44	57	1—5	0—6	—	20,88 <sub>II</sub> + 0,25 <sub>I</sub>	97,12
47	49	0—3	0—4	3,51	19,85 <sub>II</sub> + 0,001 <sub>IV</sub> + 1,15 <sub>I</sub>	94,07
К-39765	279	0—5	0—2	—	20,97 <sub>II</sub> + 0,61 <sub>I</sub>	97,34
К-39765 × Народная						
52	51	0—3	0—2	—	20,63 <sub>II</sub> + 0,75 <sub>I</sub>	97,22
54	47	0—4	0—4	—	20,56 <sub>II</sub> + 0,96 <sub>I</sub>	73,42

Изучение мейоза у эуплоидных линий показало, что некоторые линии лишены мейотической стабильности и на 28-, и на 42-хромосомных уровнях. Количество открытых бивалентов и унивалентов у этих линий выше, чем у родительских форм. Отмечено появление у ряда линий сравнительно большого количества мультивалентов, что может свидетельствовать о наличии у линий F<sub>3</sub> транслокационных обменов среди хромосом, которое в дальнейшем может привести к появлению растений с сочетаниями признаков и свойств, представляющих интерес для селекции.

Мейотический индекс у ряда 28- и 42-хромосомных растений довольно низкий. Лишь у 42-хромосомных линий К-33330 × Народная отмечался высокий мейотический индекс.

В целом уровень нарушений мейоза у эуплоидных растений F<sub>3</sub> ниже, чем у подобных растений в F<sub>2</sub>, что говорит о частичной стабилизации мейоза в третьем поколении.

Среди 28- и 42-хромосомных линий наряду с эуплоидными встречались растения, имеющие другое количество хромосом. Так, в 11-й и 33-й линиях встречались растения с 29 хромосомами, в 13-й линии — 30- и 32-хромосомные растения, т. е. наблюдался процесс приобретения хромосом. В 42-хромосомных линиях, наоборот, встречались растения, имеющие меньшее количество хромосом: в 39-й линии — 38-хромосомное растение, в 43-й линии — 40-хромосомное, в 47-й линии — 40- и 41-хромосомное растение. Появление у эуплоидных линий растений с увеличенным или уменьшенным количеством хромосом можно объяснить неравным расхождением хромосом в анафазе мейоза. Подобные факты у гибридов F<sub>3</sub> T. spelta × T. durum отмечались и в работе [6].

Анализ элементов продуктивности у 28-хромосомных линий F<sub>3</sub> показал, что большинство из них имеет более низкую соломину, чем сорт Народная, 43,8 и 8,7 % линий превосходят сорт Народная соответственно по общей и продуктивной кустистости, 12,2 % линий не отличается от него по массе зерна, 28,5 % линий поражается мучнистой росой в меньшей степени, чем сорт Народная (табл. 5). По-видимому, наследование высоты растений 28-хромосомных линий идет от материн-

Распределение 28-хромосомных растений относительно отцовского компонента (%),  
1981 г.

Признак	Показатель формы (Народная)	% линий		
		<♂	=♂	>♂
Высота, см	95,7	81,2	18,8	—
Общая кустистость, шт.	6,0	19,7	36,5	43,8
Продуктивная кустистость, шт.	2,7	11,7	79,6	8,7
Количество зерен с главного колоса, шт.	40,9	92,5	7,5	—
Масса зерна, г	1,9	87,8	12,2	—
Поражаемость мучнистой росой, %	5,0	28,5	56,2	15,3

ского компонента (высота растений форм К-39765 и К-36405 меньше, чем у сорта Народная, на 20—30 см).

По комбинации К-33330Х Народная большинство линий по высоте находилось на уровне родительских форм (табл. 6), по двум другим

Таблица 6

Распределение 42-хромосомных линий F<sub>3</sub> комбинации К-33330Х Народная относительно материнского компонента (%), 1981 г.

Признак	Показатель формы (К-33330)	% линий		
		<♀	=♀	>♀
Высота, см	97,2	10,2	89,8	—
Общая кустистость, шт.	4,3	48,1	14,2	37,7
Продуктивная кустистость, шт.	2,6	51,0	46,4	2,6
Число зерен с главного колоса, шт.	37,3	47,6	42,0	10,4
Масса зерна, г	1,2	57,6	42,0	—
Поражаемость мучнистой росой, %	1,0	7,8	87,6	24,6

комбинациям линии имели промежуточное положение. Ряд линий К-33330×Народная превосходил К-33330 по общей кустистости (37,7%), по продуктивной кустистости (2,6%), по числу зерен с главного колоса (10,4%). Форма К-33330 довольно устойчива к мучнистой росе; у 67,6% линий поражаемость F<sub>3</sub> этой болезнью была на уровне материнского компонента, а у 7,8% — даже ниже.

У F<sub>3</sub> в сравнении с F<sub>2</sub> вариабельность значений большинства признаков остается существенной (коэффициент вариации >20%), и это несмотря на то, что процесс выравнивания по числу хромосом у 28- и 42-хромосомных растений в F<sub>3</sub> выражен довольно заметно. Варьирование признаков, по-видимому, является результатом гетерогенности материала, что открывает перспективы отбора лучших генотипов из популяции F<sub>3</sub>. Нами выделен ряд растений, которые отличаются от родительских форм и стандарта (сорт Московская 35) рядом ценных свойств (рис. 2). Некоторые из них (№ 2, 3, 7) выделены из групп, имеющих в F<sub>2</sub> промежуточное число хромосом. Лучшие 28-хромосомные линии были отнесены по

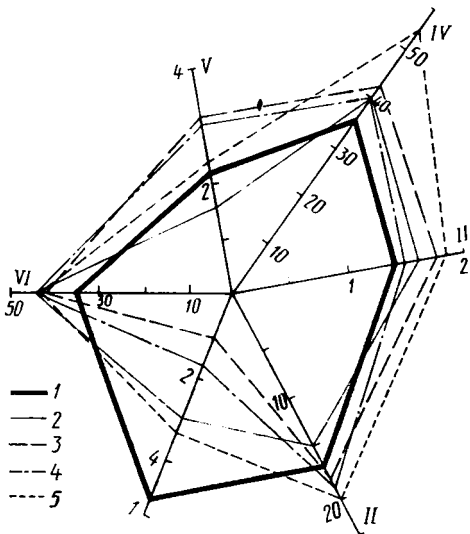


Рис. 2. Продуктивность лучших линий F<sub>3</sub>—F<sub>4</sub>, 1981—1982 гг.

I — поражаемость мучнистой росой, %; II — количество колосков в колосе, шт.; III — масса зерна с главного колоса, г; IV — количество зерен в главном колосе, шт.; V — продуктивная кустистость, шт.; VI — масса 1000 зерен, г.  
Линии: 1 — стандарт, Московская 35; 2 — Народная; 3 — линия 3/5; 4 — линия 7/14; 5 — линия 16/33

типу колоса к твердой пшенице, а 42-хромосомные — к мягкой. Выделенные растения не превосходили по высоте сорт Народная, имели хорошую продуктивную кустистость, высокие показатели озерненности и массы зерна с делянки. Кроме того, они отличались низкой поражаемостью мучнистой росой и устойчивостью к твердой головне. Как доноры устойчивости линии используются в селекционном процессе на Рязанской сельскохозяйственной опытной станции.

Таким образом, все вышеизложенное показывает наличие обширного спектра формообразования по количественным и качественным признакам у гибридов *T. compactum* × *T. durum* в  $F_3$ . В эуплоидных растениях мейоз стабилизируется по сравнению с  $F_2$ , но у ряда линий отмечаются его нарушения. Наблюдаются потеря и приобретение хромосом эуплоидными линиями. В  $F_3$  вариабельность морфометрических признаков остается значительной, что открывает перспективы отбора лучших генотипов. Выделены линии из популяции  $F_3$ , имеющие практическое значение.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Будашкина Е. Б., Коробейникова М. Х., Калинин Н. П. Цитогенетическое изучение межвидовых гибридов пшеницы и их селекционное значение. — В кн.: Цитогенетика гибридов, мутаций и эволюция кариотипа. Новосибирск, 1977, с. 79—111. — 2. Генетические аспекты формообразования кукурузы и пшеницы. — Алма-Ата: Наука, 1983. — 3. Есырева Е. Д. Межвидовые гибриды пшеницы. — Автореф. канд. дис. Алма-Ата, 1970. — 4. Иванова С. В., Колесникова В. П. Мейоз у межвидовых гибридов в роде *Triticum* L. — Изв. ТСХА, 1982, вып. 2, с. 71—78. — 5. Иванова С. В., Колесникова В. П. Цитогенетическая характеристика межвидовых гибридов пшеницы. — Изв. ТСХА, 1983, вып. 2, с. 52—56. — 6. Лапочкина И. Ф. Цитогенетическое изучение межвидовых гибридов *T. spelta* L. × *T. durum* Desf. — Автореф. канд. дис. М., 1981. — 7. Салтыкова Н. Н. Формообразовательный процесс у межвидовых гибридов *T. aestivum* озимая × *T. durum* яровая и озимая в зависимости от подбора пар в условиях Юго-Востока. — Автореф. канд. дис. Саратов, 1972. — 8. Салтыкова Н. Н. Некоторые особенности формообразования межвидовых гибридов пшеницы. — Сб. науч. тр. Саратов. с.-х. ин-та, 1976, вып. 84, с. 101—106. — 9. Цицин Н. В. Теория и практика отдаленной гибридизации. — М.: Наука, 1981.

*Статья поступил 23 марта 1987 г.*

#### SUMMARY

An extensive spectrum of form-building by quantitative and qualitative characteristics has been found in  $F_3$  hybrids of *T. compactum* × *T. durum*. In euploid plants meiosis is more stable than in  $F_2$ , but in some lines meiosis is upset. Euploid lines may lose and gain chromosomes. Variability of morphometric characteristics in  $F_3$  remains considerable, which allows to select the best genotypes. The lines of practical value have been isolated from  $F_3$  population.