

УДК 633.11:631.527:631.523.1

О ХРОМОСОМНОМ РАСЩЕПЛЕНИИ В ПОПУЛЯЦИЯХ
ВТОРОГО ПОКОЛЕНИЯ МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ ПШЕНИЦЫ
T. AESTIVUM × T. DURUM

С. В. ИВАНОВА, В. А. ПУХАЛЬСКИЙ, Н. Б. РОНИС

(Кафедра генетики, селекции и семеноводства полевых культур)

Род *Triticum* L., включающий большое число видов различного уровня пloidности, очень удобен для изучения закономерностей межвидовой гибридизации. При скрещивании гексаплоидных ($2n=42$) и тетраплоидных ($2n=28$) пшениц во 2-м поколении получается значи-

тельно более широкий спектр изменчивости, чем при внутривидовой гибридизации.

Подобную изменчивость некоторые авторы [1, 6 и др.] связывают прежде всего с хромосомным расщеплением, поскольку пентаплоидные гибриды F_1 ($2n=35$) формируют гаметы с числом хромосом от 14 до 21 (за счет случайного распределения хромосом генома D). При этом в F_2 возникают растения с числом хромосом от 28 до 42. Такой подход действительно позволяет в какой-то мере объяснить некоторые особенности морфологического расщепления и формообразование при отдаленной гибридизации. Однако большая пестрота экспериментальных данных по хромосомному расщеплению затрудняет их обобщение и выявление закономерностей [2, 5, 7, 9]. Расщепление во втором поколении по числу хромосом чаще всего отклоняется от теоретически рассчитанного $(p+q)^7$, однако в каждом опыте, в каждой комбинации характер расщепления свой. По-видимому, это обусловлено методическими особенностями исследований: объекты изучения, как и условия проведения опытов, у разных авторов разные; изучались, как правило, последующие поколения, а не одно и то же в разные годы вегетации.

При постановке наших опытов мы попытались учесть эти методические особенности.

Материал и методика

Исследовали три комбинации скрещивания *T. aestivum* × *T. durum*, различающиеся по материнскому компоненту (сорта Минская, Московская 21 и Саратовская 29). Отцовской формой служила яровая твердая пшеница Народная.

Работа проводилась на Селекционно-генетической станции им. П. И. Лисицына Тимирязевской академии с 1971 по 1975 г. Хромосомное расщепление изучалось одновременно по всем комбинациям в течение 2—3 лет.

При подсчете хромосом использовали следующую методику. Корешки размером 1,5—2,0 см обрабатывали 0,1 % раствором колхицина с α -бромнафталином (10 мл раствора колхицина и капля α -бромнафталина), затем промывали в ледяной уксусной

кислоте (оставляли на ночь) и фиксировали в уксусном спирте. После фиксации корешки окрашивали диамантфуксином: промывали дистиллированной водой, проводили гидролиз в 1 н. соляной кислоте (7 мин при $+60^\circ$) и помещали в краситель на 1 ч. После окраски проводили мацерацию корешков в 5 % растворе пектиназы (25 мин при $+40^\circ$). Хромосомы считали на временных давленных препаратах в капле 45 % уксусной кислоты.

Фактические данные сравнивали с теоретически ожидаемыми при разложении бинома $(p+q)^7$ по критерию Пирсона χ^2 [4]. При определении χ^2 объединяли некоторые хромосомные группы растений, поскольку при расчете ожидаемых частот были получены малые значения.

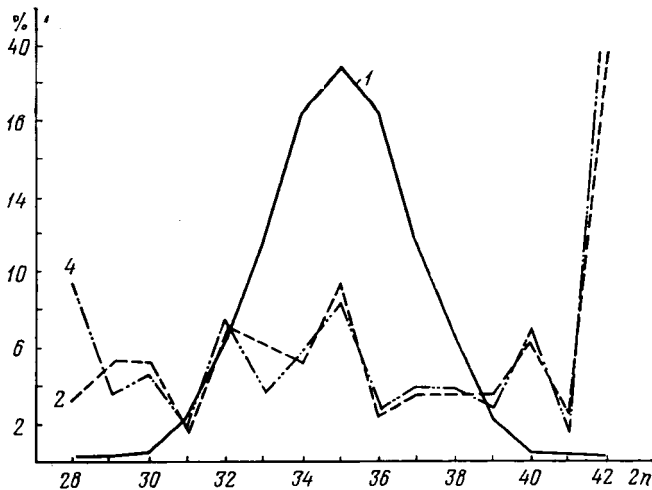
Результаты исследований

Характер хромосомного расщепления во втором поколении комбинации Минская × Народная представлен в табл. 1 и рис. 1. Количество опытных растений было почти одинаковым (114 и 107 соответственно в 1973 и 1975 гг.). Расщепление в эти годы носило однотипный характер. Наибольшее число растений имело $2n=42$ (соответственно 34,8 и 33,7 %), меньше всего было растений с 31 и 41 хромосомой (около 2 %). Самые значительные различия по годам между фактическим и ожидаемым числом растений отмечались у 28 хромосомных растений. В отличие от теоретически ожидаемого кривые расщепления имеют несколько пиков, и у большей части растений F_2 не 35, а 42 хромосомы.

Проверка по критерию χ^2 показала, что в целом расщепление получается иное, чем можно предположить теоретически исходя из равновероятной встречаемости гамет с 14 и 21 хромосомами (в 1973 г. $\chi^2=278,40$, $P<0,001$; в 1975 г. $\chi^2=268,11$, $P<0,001$). Это происходит главным образом за счет группы растений с 42 хромосомами.

В комбинации Московская 21 × Народная в годы испытаний (270 растений F_2 в 1974 г. и 282 — в 1975 г.) характер расщепления в F_2 был одинаковым, отмечались небольшие различия в относительном количестве растений с числом хромосом 36—38 (табл. 1, рис. 2). Пре-

Рис. 1. Частота встречаемости различных по числу хромосом групп растений в F₂ комбинации Минская × Народная. 1 — теоретически ожидаемое число хромосом при случайном их распределении и равной жизнеспособности гамет; 2 — 1973; 4 — 1975 г.



обладали растения с $2n=42$ хромосом (67,4 и 57,8 % соответственно в 1974 и 1975 гг.), относительно мало оказалось растений с числом хромосом 29, 32, 33, 37, 39. При довольно грубом обобщении получается, что растений с четным числом хромосом больше, чем с нечетным. Особенно это заметно на примере групп растений с 29 и 41 хромосомами, хотя, казалось бы, недостаток или избыток одной хромосомы (AABV + +1 или AABVDD-1) должны быть более благоприятным, так как приближают растения к естественным полиплоидам $2n=28$ и $2n=42$. Расщепление F₂ и в этой комбинации значительно отличалось от теоретически рассчитанного (в 1974 г. $\chi^2=1895,12$, $P<0,001$; в 1976 г. $\chi^2=1406,03$, $P<0,001$).

Комбинация Саратовская 29 × Народная изучалась в течение 3 лет. Правда, в 1975 г. количество растений F₂ составило всего 76, а в предшествовавшие два — 286 и 306 (табл. 2, рис. 3). Больше теоретически ожидаемого здесь было растений с числом хромосом 28, 30, 42. Кривые расщепления многовершинные с падением в группах с нечетным числом хромосом — 29, 31, 33, 37, 39, 41. Несмотря на некоторые

Т а б л и ц а 1

Частота растений с различным числом хромосом в F₂

Число хромосом	Минская × Народная				Московская × Народная			
	1973 г.		1975 г.		1974 г.		1975 г.	
	факт.	теор.	факт.	теор.	факт.	теор.	факт.	теор.
28	4	0,01	10	0,01	8	0,02	10	0,02
29	6	0,09	4	0,08	1	0,21	5	0,22
30	6	0,64	5	0,60	7	1,53	15	1,60
31	2	2,57	2	2,41	3	6,10	8	6,37
32	8	6,99	8	6,56	1	16,57	7	17,31
33	7	13,93	4	13,07	1	32,99	7	34,46
34	6	20,85	6	19,57	4	49,38	8	51,57
35	11	23,82	9	22,36	6	56,43	13	58,93
36	3	20,85	3	19,57	8	49,38	4	51,57
37	4	13,93	4	13,07	2	32,99	3	34,46
38	4	6,99	4	6,56	4	16,57	13	17,31
39	4	2,57	3	2,41	4	6,10	6	6,37
40	7	0,64	7	0,60	34	1,53	12	1,60
41	3	0,09	2	0,08	5	0,21	8	0,22
42	39	0,01	36	0,01	182	0,02	163	0,02
Сумма	144	114,02	107	107,03	270	270,03	282	282,03
χ^2 , ($P<0,001$)		278,40		268,11		1895,12		1406,03

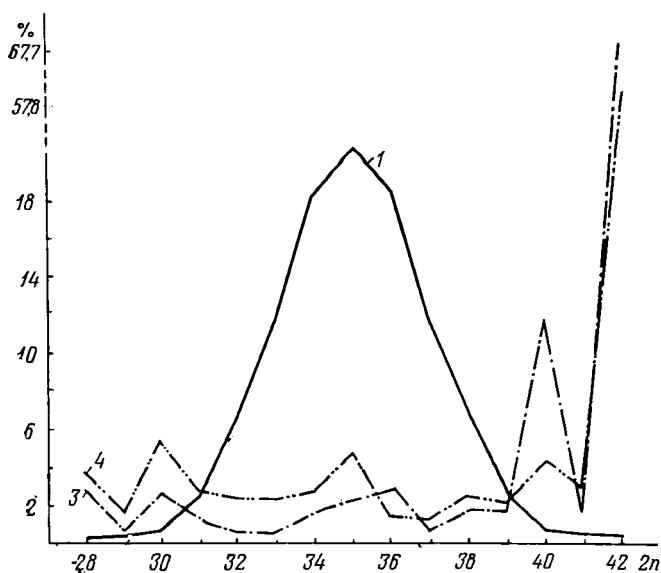


Рис. 2. Частота встречаемости по числу хромосомных групп растений в F_2 комбинации Московская 21 \times Народная. 1 — то же, что на рис. 1; 3 — 1974, 4 — 1975 г.

различия по годам, наблюдается определенная тенденция в расщеплении гибридов F_2 и у этой комбинации.

Количество растений в группах с числом хромосом 35, 31 и 41 почти не отличалось от рассчитанного, хотя в целом по комбинации фактическое расщепление не соответствовало ожидаемому (по всем комбинациям $P < 0,001$).

Таким образом, анализ показал, что, несмотря на различные условия вегетации (разные годы выращивания F_1 и получения семян F_2), хромосомное расщепление в каждой комбинации носит довольно определенный характер, хотя и явно отличающийся от теоретически предполагаемого.

Сравнение всех комбинаций по характеру расщепления в условиях одного года должно было дать ответ на вопрос о видовой специфике таких скрещиваний и роли материнского компонента на уровне сорта. Расщепление F_2 трех комбинаций в условиях 1975 г. представлено на рис. 4. Теоретическая кривая, конечно, и здесь не совпадает с кривой фактического расщепления, особенно велики отклонения в зоне 31—39 и 42-хромосомных растений. Различия комбинаций по относительной численности растений в ряде хромосомных групп ($2n = 28; 30; 34; 36; 42$) составляли 5—40 %, так что некоторую специфику в характер рас-

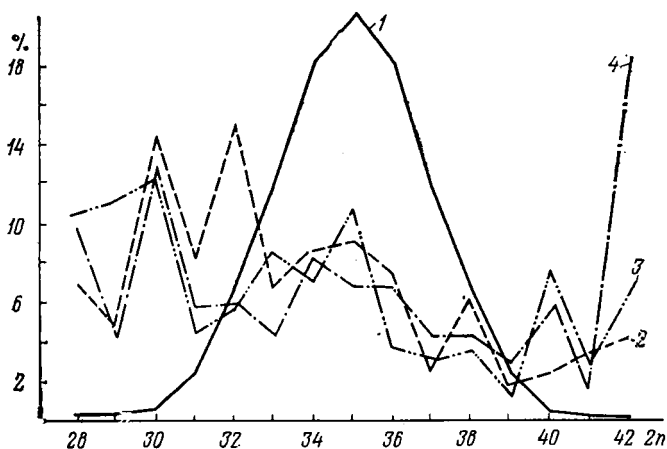


Рис. 3. Частота встречаемости различных по числу хромосом групп растений в F_2 комбинации Саратовская 29 \times Народная.

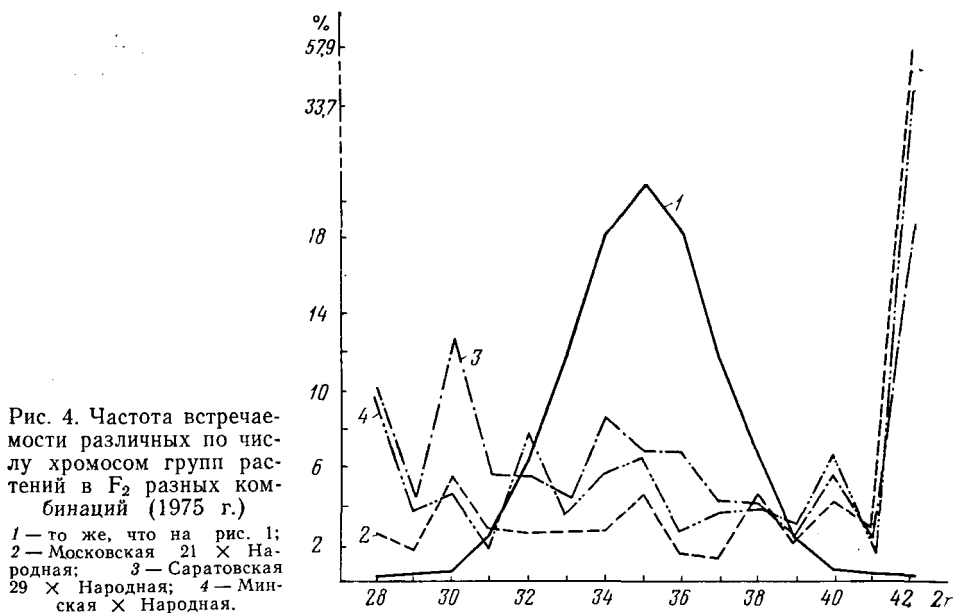
Обозначения те же, что на рис. 1 и 2.

Частота растений с различным числом хромосом в F₂
комбинации Саратовская 29 × Народная

Число хромосом	1973		1974		1975	
	факт.	теор.	факт.	теор.	факт.	теор.
28	20	0,02	32	0,03	7	0,01
29	13	0,22	35	0,24	13	0,05
30	41	1,63	39	1,74	9	0,41
31	24	6,46	13	6,91	4	1,63
32	43	17,56	17	18,78	4	4,42
33	19	34,94	26	37,39	3	8,80
34	24	52,30	22	55,96	6	13,17
35	26	59,77	33	63,95	5	15,04
36	20	52,30	12	55,96	5	13,17
37	7	34,94	9	37,39	3	8,80
38	17	17,56	11	18,78	3	4,42
39	5	6,46	5	6,91	2	1,63
40	6	1,63	23	1,74	4	0,41
41	9	0,22	9	0,24	1	0,05
42	12	0,02	20	0,03	12	0,01
Сумма	286	286,03	306	306,05	72	72,02
$\chi^2(P < 0,001)$		615,67		575,12		123,03

щепления вносит и материнский сорт мягкой пшеницы. Однако из рис. 4 видно, что в поведении комбинаций имеется много общего. Например, самую многочисленную группу в них составляют 42-хромосомные растения. В разной степени, но все три комбинации дали 28-хромосомных растений больше, чем предполагалось теоретически. Вместо одновершинной кривой с максимумом растений, имеющих 35 хромосом, кривые расщепления всех комбинаций многовершинные, причем группы с четным числом хромосом, как правило, насчитывают больше растений, чем соседние группы с нечетным их числом.

Таким образом, наши опыты показали, что у пентаплоидных гибридов *T. aestivum* × *T. durum* хромосомное расщепление F₂ носит весьма определенный характер. При явном отличии от теоретически ожидае-



мого и незначительного варьирования по комбинациям и по годам фактическое расщепление по числу хромосом выявляет преимущества в формировании и жизнеспособности прежде всего 42- и 28-хромосомных групп, а также растений с промежуточным четным числом хромосом ($2n=30; 32; 38; 40$).

Особенности микро- и макроспорогенеза у пентаплоидных гибридов, выявленные нами и другими авторами [12, 6], в какой-то мере объясняют отклонения в хромосомном расщеплении от теоретически ожидаемого. В мейозе этих гибридов наблюдаются значительные нарушения, которые выражаются в формировании унивалентов в количестве, не равном 7, образовании мостов, формировании микроядер, элиминации отдельных хромосом и пр. В результате относительная частота гамет с тем или иным числом хромосом может значительно отличаться от теоретической, основанной на предпосылке, что геномы А и В мягкой и твердой пшеницы полностью гомологичны, всегда образуют биваленты, а 7 унивалентов генома D с равной вероятностью (1—7 хромосом) расходятся в дочерние клетки.

Селективная ценность гамет с разным числом хромосом неодинакова. Так, в результате подсчета хромосом в пыльце [11, 13] было установлено, что микроядра, которые образуются в тетрадах оставшимися хромосомами, элиминируются. Поэтому пыльца чаще всего имеет 14 или 21 хромосому. Пыльцевые зерна с 16—18 хромосомами, как правило, запаздывают в развитии, но в отличие от мужских женские гаметы со средним числом хромосом функционируют нормально.

Исследования на *Triticale* и пшенично-пырейных гибридах [10, 3] показали, что происходит отрицательный отбор анеуплоидных гамет. Есть мнение [8], что несоответствие между числом хромосом в пыльце и яйцеклетке замедляет рост пыльцевой трубки и, возможно, исключает оплодотворение. Несбалансированность хромосомного набора может действовать и на эндосперм, вызывая гибель развивающегося семени. Большое количество несовхожих семян F_2 , обнаруженное в наших опытах, по-видимому, также вносит свои коррективы в распределение растений по хромосомным группам.

Заключение

Хромосомное расщепление гибридов второго поколения от скрещивания *T. aestivum* L. и *T. durum* Desf., несмотря на значительные отклонения от теоретически ожидаемого, характеризуется определенными закономерностями, на которые незначительное влияние оказывают метеорологические условия года выращивания и сортовые особенности вида *T. aestivum* L. В целом этому расщеплению свойственны самый большой выход растений с числом хромосом 42 и относительно более высокая частота растений с четным числом хромосом.

Поскольку расщепление во втором поколении по морфологическим признакам не всегда совпадает с хромосомным и в рамках одной хромосомной группы встречаются разные по фенотипу растения (в том числе и в 28- и 42-хромосомных группах), хромосомное расщепление можно рассматривать только как один из каналов формообразования, не охватывающий всей сложности и многогранности процессов цитогенетических взаимодействий при отдаленной гибридизации.

ЛИТЕРАТУРА

1. Будашкина Е. Б. и др. Цитогенетическое изучение гибридов пшеницы F_2 *T. aestivum* × *T. durum*. — Генетика, 1973, т. IX, № 3. — 2. Будашкина Е. Б., Коробейникова М. Х., Калинин Н. А. Цитогенетическое изучение межвидовых гибридов пшеницы и их селекционное значение. — Цитогенетика гибридов, мутаций и эволюция кариотипа. Новосибирск: Наука, Сиб. отд., 1977. — 3. Голубовская И. Н. Цитогенетический анализ неполных пшенично-пырейных амфидиплоидов (НППА) — $2n=56$. — Цитогенетика гибридов, мутаций и эволюция карио-

- типа. Новосибирск: Наука, Сиб. отд., 1977. — 4. Снедекор Дж. У. Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии. М.: изд-во с.-х. литер. и плак., 1961. — 5. Yenkins G. A., Thompson W. P. — Can. J. Research, 1930, C. 2, p. 162—170. — 6. Kaltsikes P. T., Evans L. E., Larter E. N. — Can. J. Genet. Cytol., 1969, vol. 11, p. 65—71. — 7. Kihara H. — Mem. Coll. Sci. Kyoto., 1924, Bd 1, S. 1—200. — 8. Kihara H. — Genetics, sci. special number, 1938, p. 21—23. — 9. Morrison G. W. — Hereditas, 1953, vol. 7, p. 207—217. — 10. Pieritz W. J. — Z. Pflanzenzucht, 1966, Bd 56, N 1, S. 27—69. — 11. Sax K. — J. Arnold Arbor., 1935, vol. 16, p. 216—224. — 12. Siddiqui K. A. — Hereditas, 1971, vol. 68, p. 151—158. 13. Thompson W. P. — Can. J. Res., 934, vol. 10, p. 190—198.

Статья поступила 24 января 1980 г.

SUMMARY

In spite of considerable deviations from what is theoretically expected, chromosome splitting of hybrids of the second generation produced by hybridization of *T. aestivum* L. with *T. durum* Desf. is characterized by certain regularities which somewhat vary with meteorologic conditions of the year and varietal peculiarities of *T. aestivum* L. species. On the whole, this splitting has the highest yield of plants with 42 chromosomes and relatively greater occurrence of plants with the even number of chromosomes.

As in the second generation splitting by morphological characteristics not always coincides with the chromosome splitting, and there may be plants of different phenotype (including the groups having 28 and 42 chromosomes), chromosome splitting may be considered only as one of the ways of creating the new forms which does not cover all the sides of complex processes of cytogenetic interactions in remote hybridization.