

УДК 631.523:633.11

РЕЦИПРОКНЫЙ ЭФФЕКТ ПРИ МЕЖВИДОВОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ ПШЕНИЦЫ

С. В. ИВАНОВА

(Кафедра генетики и селекции полевых культур)

В работе рассматриваются результаты изучения реципрокных гибридов гексаплоидных и тетраплоидных пшениц. Изучены скрещиваемость (% завязывания семян), элементы жизнеспособности и фертильности F_1 , характер расщепления по морфологии и числу хромосом в F_2 , а также продуктивность растений в ряду гибридных поколений.

Первые работы по использованию межвидовой гибридной пшеницы, увенчавшиеся созданием сортов Саррубра и Сарроза, проведены были в Саратове. В нашей стране и за рубежом уже имеется ряд сортов, полученных при гибридной мягкой и твердой пшеницы (сорта яровых мягких — Альбидум 24, Саратовская 29, Саратовская 36, Саратовские 38, 39, 42, 44, 48, 210; сорта озимых мягких — Киргизская 100, Альбидум 114; сорта озимых твердых — Новомичуринка, Леукурум 43 и Саратовская 41). От скрещивания видов *T. turgidum* и твердой выведен сорт озимой твердой пшеницы Джафари, а с участием *T. turgidum*, полбы и твердой — один из лучших сортов яровой твердой пшеницы — Харьковская 46.

В США получен ряд новых устойчивых к стеблевой ржавчине сортов пшеницы с привлечением *T. dicoccum*: твердой — Стeward, Уэллс, Лакоба, Лангдон, Юма; яровой мягкой — Хоуп, ДС11-21-44 и их производных озимых — Георгия 1123, Редкоат, Тодд, Оттава, Таскоза и яровых — Мила, Ли и др. Несколько сортов выведено с участием *T. timopheevii* — Мелянопус 7 (Краснодар) и Тимштейн (США); они тоже отличаются высокой устойчивостью к ржавчине.

В последние годы значительно возрос интерес к теоретическим и методическим аспектам межвидовой гибридной пшеницы, также продиктованный запросами практики. Подбор высококачественного исходного материала для селекции, низкая фертильность гибридов, особенности наследования признаков и формообразования остаются в числе вопросов, требующих дальнейшего изучения.

В научной литературе по отдаленной гибридной пшенице, появившейся в 70—80-е годы [1—10], представлены результаты изучения в основном F_1 и F_2 межвидовых гибридов пшеницы, полученных с участием различных сортов озимой и яровой мягкой пшеницы, а также сортов твердой пшеницы, главным образом яровых; показаны скрещиваемость, жизнеспособность, фертильность гибридов, характер формообразования, устойчивость к болезням, наследование качества зерна (содержание белка). В отдельных работах исследованы цитогенетические особенности отдаленной гибридной пшеницы (митоз, мейоз) и представлены результаты реципрокных скрещиваний по отдельным показателям. Анализ имеющихся данных свидетельствует о значительной противоречивости результатов реципрокных скрещиваний и необходимости повышения эффективности межвидовой гибридной пшеницы. В связи с этим мы задались целью выяснить ряд методических вопросов, в частности изучить скрещиваемость видов в прямых и обратных комбинациях (% завязывания), жизнеспособность гибридов F_1 , наследование морфометрических признаков, расщепление по числу хромосом и др., а также выделить формы, представляющие интерес для селекции.

Методика

Объект исследования — рецiproкные гибриды *T. aestivum* и *T. durum*, сорта мягкой яровой пшеницы Саратовская 29 и Московская 35, твердой яровой пшеницы Народная. Скрещивания проводились в 1979, 1980, 1981 и 1982 гг.

В год гибридизации определяли процент завязывания гибридных семян, в F_1 — всхожесть семян, характер роста и развития гибридных растений, устойчивость к заболеваниям, фертильность пыльцы, продуктивность растений, выживаемость к уборке; в F_2 — расщепление по числу хромосом, всхожесть, морфологическое расщепление, продуктивность. В F_2 отбирали лучшие растения. Популяцию F_3 высевали также для отбора лучших растений.

Опыты проводили и в полевых условиях (посев на метровых деланках с между-

рядьями 20 см, расстоянием между растениями 4 см), и в сосудах в вегетационном домике. Гибриды F_1 изолировали индивидуальными изоляторами. При гибридизации кастрировали материнские растения и использовали ограниченно-свободный метод опыления. В комбинациях, где материнской формой служила твердая пшеница, кастрировали по 100 колосьев, мягкая — по 50.

Для подсчета хромосом в F_2 семена проращивали в чашках Петри, отрезанные корешки обрабатывали 0,1 % колхицином и фиксировали уксуснокислым алкогolem (1:3), а семена под этими же номерами высевали в сосуды. Подсчет числа хромосом и определение фертильности пыльцы осуществляли на временных давленных ацетокарминовых препаратах.

Результаты

На протяжении нескольких десятилетий селекционеры и генетики проводят межвидовые скрещивания разнохромосомных форм пшеницы, однако единого мнения о том, что брать в качестве материнской формы, а что — отцовской, до сих пор не сложилось.

В большинстве работ лучшая завязываемость была получена при использовании в качестве матери тетраплоидного компонента. В наших опытах в 1980 и 1981 гг. это положение подтвердилось, а в 1979 и 1982 гг. — нет (табл. 1). Мы считаем, что при межвидовой гибридизации в оптимальных условиях можно достигнуть хорошей завязываемости семян независимо от направления скрещивания.

Лучшая всхожесть гибридных семян в нашем опыте была в комбинациях с мягкой пшеницей в качестве материнской формы (табл. 2).

Как видно из табл. 3, значениями всхожести соответствует митотический индекс — MI (численность клеток меристемы корня, находящихся в состоянии митотического деления, выраженное в промилях). Хотя различия в рецiproкных скрещиваниях по значению MI меньше, чем по всхожести, это вполне объяснимо, так как его изучают на всхожих семенах. Поскольку в последующих поколениях гибридов прямые скрещивания не имеют явных преимуществ перед обратными по количеству всхожих семян, мы склонны объяснить разную всхожесть рецiproкных гибридов F_1 разницей в геномном составе эндосперма гибридных зерновок. В комбинации *T. aestivum* × *T. durum* эндосперм представлен геномами AAABBBDD, а в комбинации *T. durum* × *T. aestivum* — AAABBBDD (зародыш всюду AABBD). По-видимому, отсутствие одного генома D в эндосперме комбинации *T. durum* × *T. aestivum* является причиной формирования более щуплых зерновок с пониженной всхожестью.

Мейоз у пентаплоидных гибридов F_1 протекал со значительными нарушениями, о чем свидетельствует уровень мейотического индекса

Т а б л и ц а 1

Завязываемость гибридных зерен (%).

Комбинация	1979 г.	1980 г.	1981 г.	1982 г.
Московская 35	—	—	—	49,8±3,4
Саратовская 29	—	—	—	61,7±3,9
Народная	—	—	—	42,5±3,1
Московская 35 × Народная	44,2±3,6	52,4±1,9	15,1±1,6	50,4±1,7
Народная × Московская 35	38,0±2,9	62,9±1,1	41,6±1,3	62,2±1,4
Саратовская 29 × Народная	—	48,9±1,9	17,1±1,7	56,7±1,5
Народная × Саратовская 29	—	66,4±1,2	39,2±1,2	48,3±1,4

Т а б л и ц а 2
Всхожесть гибридов F₁ (%)

Комбинация	В лабораторных условиях			В поле, 1983 г.
	1980 г.	1981 г.	1982 г.	
Московская 35	97	100	99	96
Саратовская 29	98	99	97	70
Народная	98	100	97	66
Московская 35×Народная	82	91	73	53
Народная×Московская 35	31	25	42	36
Саратовская 29×Народная	—	88	81	58
Народная×Саратовская 29	—	27	53	29

(% нормальных тетрад). В скрещиваниях, где в качестве матери выступал гексаплоидный вид, нарушения в мейозе выражены несколько меньше, чем в обратной комбинации (табл. 3).

Фертильность пыльцы во все годы была меньше в комбинациях, где материнской формой служила твердая пшеница (кроме Народная × Московская 35 в 1982 г.). Обнаружилась зависимость этого показателя от гексаплоидного компонента скрещивания. Так, в комбинации с Саратовской 29 (1981, 1982 гг.) фертильностью пыльцы в среднем по прямым и обратным скрещиваниям была выше, чем с Московской 35 (табл. 4).

Наши опыты выявили тесную положительную связь фертильности пыльцы с озерненностью колоса: коэффициент корреляции в 1980 г. был равен 0,95; в 1982 г. — 0,96 (по сортам и гибридам в целом).

Анализ продуктивности растений (табл. 5) вскрыл сильную депрессию гибридов F₁ по таким важным ее элементам, как число зерен с колоса, продуктивная кустистость.

Наблюдается определенная зависимость этих показателей от метеорологических условий года (1980 и 1981 годы были неблагоприятными) и гексаплоидного компонента (гибриды с Московской 35 были менее плодovиты). Этому соответствуют и различия по фертильности пыльцы. Разницы между прямыми и обратными скрещиваниями по продуктивности F₁ нами не обнаружено.

В F₂ различия по всхожести сглаживались и не были такими определенными, как в F₁ (табл. 6).

Т а б л и ц а 3

Митотический и мейотический индексы в F₁

Комбинация	МИ, %		Мейотический индекс в 1983 г., ‰
	1981 г.	1982 г.	
Народная	82,0±8,6	88,0±8,5	96,4±2,0
Саратовская 29	90,0±9,0	83,0±8,6	94,6±2,1
Московская 35	94,5±9,2	84,0±8,3	98,3±0,7
Московская 35×Народная	72,0±8,1	73,0±8,2	27,0±2,9
Народная×Московская 35	67,2±7,9	62,0±7,6	22,3±2,5
Саратовская 29×Народная	71,0±8,1	79,0±8,5	27,4±3,6
Народная×Саратовская 29	68,0±8,0	67,0±7,9	20,3±2,2

Т а б л и ц а 4

Фертильность пыльцы в F₁ (%)

Комбинация	1980 г.	1981 г.	1982 г.
Московская 35	97,9±0,3	97,9±0,2	97,5±0,0
Народная	98,7±0,2	97,5±0,2	97,0±0,0
Саратовская 29	—	99,0±0,1	98,0±0,0
Московская 35×Народная	51,7±1,0	41,3±1,0	48,2±0,1
Народная×Московская 35	40,9±1,0	38,7±0,9	57,5±0,1
Саратовская 29×Народная	—	62,0±0,7	69,0±0,1
Народная×Саратовская 29	—	58,5±0,8	56,5±0,1

Продуктивность гибридов F₁ (среднее за 1980—1982 гг.)

Комбинация	Высота, см	Кустистость		Главный колос			
		общая	продуктивная	длина, см	число цветков	число зерен	озерненность, %
Московская 35	83,5	3,2	2,1	10,9	50,1	32,3	66,2
Саратовская 29	86,0	3,1	1,9	8,9	45,2	31,5	70,0
Народная	97,5	3,2	2,1	7,1	45,3	38,4	73,6
Московская 35×Народная	91,3	3,7	1,6	10,2	51,1	9,5	19,4
Народная×Московская	92,1	3,2	1,8	10,2	57,2	9,8	17,9
Саратовская 29×Народная	84,4	3,2	1,8	9,3	53,1	11,6	22,1
Народная×Саратовская 29	84,3	3,8	1,6	8,9	48,2	13,3	31,6

Расщепление по числу хромосом теоретически дает кривую нормального распределения с вершиной в группе 35-хромосомных растений. Минимально в популяции должны быть представлены 28- и 42-хромосомные растения. Однако анализ нашего материала выявил иную закономерность. В обеих комбинациях самую многочисленную группу составили 28-хромосомные растения. Различий по рецiproчным гибридам в пределах комбинации не обнаружено (рисунок).

Размах варьирования количественных признаков в F₂ довольно широк: от $v = 13\%$ по высоте растений до $v = 62\%$ по числу зерен с колоса, у сортов соответственно от $v = 10\%$ до $v = 35\%$ (табл. 7). Продуктивность F₂ по хромосомным группам представляет собой довольно пеструю картину, но в ряде хромосомных групп обнаружено совпадение значений анализируемых признаков у рецiproчных гибридов. Например, в комбинации Народная×Саратовская 29 такие совпадения отмечены в 8 (из 15) хромосомных группах, в комбинации Народная×Московская 35 — в 5 группах.

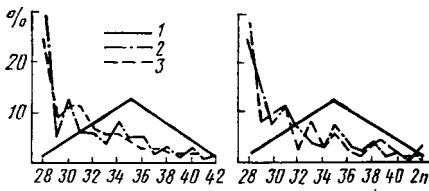
В F₂, кроме исходных видов *T. durum* и *T. aestivum*, появились растения промежуточного фенотипа, а также новообразования типа *T. spelta*, *T. polonicum*. Обращают на себя внимание довольно равномерное расщепление гибридов комбинации Народная×Саратовская 29 на исходные виды (что, возможно, связано с использованием *T. durum* при выведении сорта Саратовская 29) и появление в этой комбинации большого количества спельтоидных форм. В комбинации Народная×Московская 35 большой процент составили растения типа мягкой пшеницы, особенно при прямом скрещивании (табл. 8).

По совокупности хозяйственно ценных признаков из популяции F₂, насчитывающей около 2000 растений, в 1984 г. на посев в 1985 г. было отобрано 125 растений, из них 45 комбинации Московская 35×Народная, 16 — Народная×Московская 35, 39 — Саратовская 29×Народная, 20 — Народная×Саратовская 29, или в прямых комбинациях — 84, а в обратных — 36.

Разносторонняя оценка гибридов F₃ по таким показателям, как длина вегетационного периода, всхожесть, выживаемость к

Таблица 6

Комбинация	Всхожесть и выживаемость (%)		
	Всхожесть F ₃		Выживаемость F ₃ , 1985 г.
	1982 г.	1985 г.	
Саратовская 29	99,0	87,5	83,4
Московская 35	98,0	92,0	92,2
Народная	94,0	83,5	72,0
Московская 35×Народная	74,8	91,0	83,8
Народная×Московская 35	85,9	76,2	78,0
Саратовская 29×Народная	80,5	79,2	84,7
Народная×Саратовская 29	79,4	79,1	68,0



Расщепление по числу хромосом в F_2 у реципрокных гибридов сортов Народная и Московская 35 (слева) и сортов Народная и Саратовская 29.

1 — теоретическая; 2 и 3 — соответственно прямое и обратное скрещивание.

уборке, устойчивость к мучнистой росе, высота растений, продуктивная кустиность, масса зерна с главного колоса, масса зерна с делянки (0,6 м²), выполненность зерна, и некоторым другим позволила на посев F_4 отобрать 38 линий, из них 23 — в комбинации Московская 35×Народная, 6 — Народная×Московская 35, 6 — Саратовская 29×Народная и 3 — Народная×Саратовская 29, т.е. 29 линий в прямых комбинациях и 9 обратных.

Таким образом, проведенная нами работа показала, что при скрещивании разнохромосомных видов пшеницы *T. aestivum*, *T. durum* в качестве материнской формы целесообразно использовать гексаплоидный вид. При оптимальных условиях гибридизации завязываемость гибридных зерен в прямых и обратных комбинациях составляет 50 % и более. Но даже если в прямой комбинации (материнская форма — мягкая пшеница) процент завязывания значительно ниже (что наблюдали многие авторы), в дальнейшем (уже в F_1) это компенсируется более высокой всхожестью семян. Жизнеспособность гибридов F_2 и F_3 в реципрокных скрещиваниях приблизительно одного порядка (всхожесть, процент растений, сохранившихся к уборке), а продуктивность в скрещиваниях с гексаплоидным материнским компонентом несколько выше, особенно в комбинациях, где в качестве материнской формы использовался районированный сорт местной селекции Московская 35.

Т а б л и ц а 7

Элементы продуктивности F_2

Комбинация	Высота растений, см		Продуктивная кусти- стость		Число зерен в главном колосе	
	1982 г.	1984 г.	1982 г.	1984 г.	1982 г.	1984 г.
Московская 35	—	110,0 (11)	—	4,7 (52)	—	38,7 (35)
Народная	—	125,0 (10)	—	5,0 (53)	—	40,4 (25)
Саратовская 29	—	116,0 (10)	—	4,3 (50)	—	35,9 (30)
Московская 35× × Народная	87,8	106,0 (13)	2,3	4,9 (56)	18,7	46,7 (23)
Народная×Мос- ковская 35	85,6	93,3 (20)	2,0	4,3 (57)	22,6	17,0 (35)
Саратовская 29× × Народная	78,8	96,2 (20)	2,3	5,0 (57)	18,0	24,3 (52)
Народная×Сара- товская 29	81,6	88,8 (24)	2,4	4,1 (50)	16,4	24,3 (62)

П р и м е ч а н и е . В скобках приведены значения σ в процентах.

Т а б л и ц а 8

Расщепление F_2 по морфологии колоса (%). 1984 г.

Комбинация	<i>T. durum</i>	Промежу- точная форма	<i>T. aestivum</i>	<i>T. spelta</i>	<i>T. polonicum</i>
Московская 35×На- родная	9,1	3,5	75,0	5,3	6,5
Народная×Москов- ская 35	21,3	31,9	43,6	3,2	1,0
Саратовская 29×На- родная	39,0	11,5	33,0	16,8	0
Народная×Саратов- ская 29	29,1	26,1	32,7	9,5	2,5

1. Абрахманова Г. А. Мейоз и жизнеспособность межвидовых гибридов пшеницы. — В кн.: Генетич. основы селекции растений. Изд-во Алма-Ата: Наука, 1976, с. 33—38. — 2. Будашкина Е. Б., Коробейникова М. Х., Калинина Н. П. Цитогенетическое изучение межвидовых гибридов пшеницы и их селекционное значение. — В кн.: Цитогенетика гибридов, мутаций и эволюция кариотипа. Новосибирск: Наука, 1977, с. 79—112. — 3. Воронкова Н. Е. Причины снижения фертильности F_1 от скрещивания *T. dicoccum* с другими видами пшениц. В кн.: Генетика и селекция растений в Казахстане. Алма-Ата: Кайнар, 1974, с. 66—71. — 4. Генетические аспекты формообразования кукурузы и пшеницы. Алма-Ата: Наука, 1983. — 5. Есырева Е. Д., Воронкова Н. Е. Межвидовая гибридизация пшениц. — В Сб.: Тр. казах. НИИ земледелия. Алма-

Ата: Казгосиздат, 1975, т. XI, с. 17—29. — 6. Орлова И. Н. Цитогенетическая стабильность и фертильность отдаленных гибридов. — Тез. IV съезда Всесоюз. общ. генетиков и селекционеров. — Кишинев: Штиинца, 1982, с. 137—138. — 7. Салтыкова Н. Н. Эффективность скрещивания сортов мягкой и твердой пшеницы. — С.-х. биол., 1972, т. 7, № 1, с. 58—64. — 8. Салтыкова Н. Н. Некоторые особенности формообразования межвидовых гибридов пшеницы. — В сб. науч. тр. Саратов, с.-х. ин-та, 1976, вып. 84, с. 101—106. — 9. Ц и ц и н Н. В. Теория и практика отдаленной гибридизации. М.: Наука, 1981. — 10. Юшков С. Д. Жизнеспособность межвидовых гибридов пшеницы первого поколения. — Вест. с.-х. науки. Алма-Ата, 1971, № 4, с. 24—28.

Статья поступила 11 сентября 1986 г.

SUMMARY

The results of studying reciprocal hybrids of hexaploid and tetraploid wheats are discussed in the paper. The crossing ability (% of seed-setting), the elements of vitality and fertility in F_1 , the nature of splitting by morphology and chromosome number in F_2 , as well as plant productivity in the line of hybrid generations have been studied.

It is found that in wheat species having different chromosomes the results are better when a hexaploid species is used as a maternal form.