

УДК 633.11:631.527.5

ОСОБЕННОСТИ ГЕТЕРОЗИСНОГО ЭФФЕКТА У АЛЛОЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКИХ ГИБРИДОВ ЯРОВОЙ И ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ

САВАДОГО МАХАМАДУ, О.Г. СЕМЕНОВ, А.Ф. ЯКОВЛЕВ, Н.Н. ТРЕТЬЯКОВ,
П.П. ДЕМКИН

(Кафедра физиологии растений ТСХА, Российский университет
дружбы народов, Госкомиссия по сортоиспытанию с.-х. культур)

На основании комплексного анатомо-морфологического и физиолого-биофизического анализа установлены влияние чужеродной цитоплазмы (ее типа) на адаптационный потенциал растений, в частности, к такому важному фактору, как дефицит влаги в критический период онтогенеза растений, эффект цитоплазматического гетерозиса по ряду хозяйственно ценных признаков, выделены наиболее перспективные гибридные формы с фиксированным гетерозисом до 4-го поколения (F₄).

Анализ высокопродуктивных ядерно-цитоплазматических гибридных комбинаций (озимые — 4,2 и 4,3, яровые — 3,2 и 3,3) по электрофоретическим спектрам глутадина, ПААГ и крахмальному гелю позволил установить их генетическое разнообразие по составу биотипов в реципрокных скрещиваниях и определить степень влияния у гибридов родительских свойств.

Известно, что успехи селекционной работы в значительной степени зависят от генетического разнообразия исходного селекционного материала. В связи с этим разработка методов, с помощью которых можно активизировать формообразовательный процесс и на основе этого создавать новые

морфобиотипы с более широким адаптационным потенциалом, имеет важное значение в селекции. Одним из таких методов является использование эффекта индуцирования новых свойств и признаков при использовании ядерно-цитоплазматических взаимодействий у аллоцитоплазма-

тических форм пшеницы *T. aestivum* с различными типами чужеродной цитоплазмы дикорастущих злаков, видов пшеницы и других злаковых культур.

Селекция новых перспективных форм аллоцитоплазматической пшеницы создает реальную основу для решения такой важнейшей задачи, как создание гибридов с фиксированным плазматическим гетерозисом, сохраняющимся в поколениях. Перспектива использования таких гибридов в производстве зависит от совокупности защитно-приспособительных реакций к воздействию экстремальных факторов среды, в частности к дефициту влаги в критические периоды онтогенеза.

Полигенная природа важнейших биологических свойств растений, определяющих урожайность и устойчивость последних к факторам среды, требует комплексного изучения новых перспективных форм для наиболее полной их оценки и идентификации.

Главная цель исследований заключалась в изучении гетерозисного эффекта у гибридов озимой и яровой пшеницы, полученных от скрещивания аллоцитоплазматических линий пшеницы (АЦПГ) с озимыми и яровыми сортами. При этом в опытах с озимой пшеницей были изучены гибриды от 1-го до 3-го поколения, а в опытах с яровой пшеницей — от 1-го до 4-го. В связи с этим у гибридов изучали гетерозисный эффект 1-го поколения и возможность его сохранения в более поздних поколениях. Определяли также влияние водного дефицита на анатомо-морфологические и физиоло-

гические характеристики гибридных растений с целью оценить гибриды по их устойчивости к водному дефициту. Кроме того, особое внимание было уделено исследованию компонентного состава запасных белков, в частности глиадинов.

Конкретными задачами исследований являлись:

— получение новых реципрокных гибридов с участием ранее созданных АЦПГ и сортов мягкой пшеницы разных экологических зон происхождения;

— изучение особенностей гетерозисного эффекта и характера наследования его у АЦПГ яровой и озимой пшеницы в зависимости от типа чужеродной цитоплазмы и от типа опылителей (донора ядра) в 1-м и более поздних поколениях;

— сравнительная оценка реципрокных гибридов АЦПГ по их устойчивости к дефициту влаги;

— электрофоретический анализ запасных белков наиболее перспективных гетерозисных гибридов АЦПГ яровой и озимой пшеницы.

Методика

Объект исследований — озимые и яровые гибриды аллоцитоплазматической пшеницы, полученные нами на основе исходных форм АЦПГ, созданных на кафедре генетики и селекции Российского университета дружбы народов (О.Г. Семенов), а также в Японии (Kihara, Mukai) (переданные нам О.Г. Давыденко, Институт цитологии и генетики АН Белоруссии).

В качестве второго компонента скрещиваний при получении но-

вых гибридов использованы сорта пшеницы различного происхождения (6 сортов озимых и 5 яровых).

Полевые исследования гибридов (АЦПГ) озимой и яровой пшеницы проводили по единой схеме, которая состояла из так называемых «блоков», в каждом из которых было по 4 компонента: форма — источник чужеродной цитоплазмы определенного типа, сорт *T. aestivum* как донор ядерных генов и 2 рецiproкных гибридов — прямой и обратный.

При получении прямого гибри-

да в качестве материнского компонента была взята исходная форма АЦПГ, т.е. этот гибрид имел чужеродную цитоплазму материнского типа. Обратный гибрид в отличие от прямого имел обычную цитоплазму сорта *T. aestivum*.

Опыт с гибридами озимой пшеницы включал 6 блоков. Все гибриды получены с участием 6 сортов озимой пшеницы различного эколого-географического происхождения. У всех прямых гибридов был единый тип чужеродной цитоплазмы — *Ae. ovata* (табл. 1).

Таблица 1
Характеристика исходных форм доноров цитоплазмы

Доноры цитоплазмы		Отцовская форма	Число бек-кроссов	Тип развития	Оригинатор
вид	гаплоидные геномы				
<i>Ae. squarrosa</i> (n = 7)	D	Чайниз спринг	09	Яровой	Kihara, Mukai
<i>Ae. comosa</i> (n = 7)	M	»	05	»	То же
<i>Ae. speltoides</i> (n = 7)	S	»	08	»	»»
<i>T. timopheevi</i> (n = 14)	AG	Московка	08	»	О.Г. Семенов
<i>Secale cereale</i> (оз. рожь Вятка) (n = 7)	R	Саратовская 29	08	»	»
<i>Ae. ovata</i> (n = 14)	CM	Московка	03	Озимый	»
»	»	Иген-3	04	»	»

В качестве стандарта использовали районированные сорта Энита и Московская 35 (для яровой пшеницы), Заря и Мироновская 808 (для озимой). Стандартный сорт размещали через каждые 2 варианта (8 номеров) в опытах с яровой пшеницей и через каждые 10 номеров — в опытах с озимой пшеницей.

Из всех изученных нами гибридных комбинаций наиболее перспективными оказались яровые

гибриды, полученные на основе исходной формы АЦПГ на цитоплазме *S. cereale* в 3-м блоке, и озимые гибриды — на цитоплазме *Ae. ovata* в 4-м блоке (табл. 2).

Критериями оценки засухоустойчивости сортов и гибридов яровой пшеницы служили: интенсивность прорастания семян на сахарозе, интенсивность оттока ассимилятов в период дозревания, коэффициент водопотребления, биологический потенциал колоса,

Схема 3-го и 4-го блоков опыта по изучению АЦПГ пшеницы

Вариант	Тип комбинации
<i>3-й блок — АЦПГ яр. пшеницы на цитоплазме S.cereale</i>	
1	АЦПГ S.cereale, л.92
2	АЦПГ S.cereale, л.92 x Энита
3	Энита x АЦПГ S.cereale, л.92
4	Энита — стандарт 1
Стандарт	Московская 35
<i>4-й блок — АЦПГ оз. пшеницы на цитоплазме Ae.ovata</i>	
1	АЦПГ Иген 3
2	АЦПГ Иген 3 x Stuart
3	Stuart x АЦПГ Иген 3
4	Stuart
Стандарт	Заря

электрическое сопротивление тканей листа (ЭСТЛ), показатели ксероморфности (число устьиц, жилки), биометрические показатели и производные от них — фотосинтетический потенциал (ФП), чистая продуктивность фотосинтеза (ЧПФ), элементы структуры урожая и урожайность. Регистрировали в течение вегетации агрометеорологические показатели (количество осадков, сумму среднесуточных температур, влажность почвы).

В вегетационных опытах 1994 и 1995 гг., проводившихся в лаборатории Фитотрон Тимирязевской академии, растения выращивали в полиэтиленовых сосудах емкостью 6 кг в песчаной культуре с внесением 1 нормы питательной смеси Кнопа. Перед посевом семена протравливали 1,0% раствором КМnO₄. Высевали наклонившиеся семена. Повторность опыта 4-кратная.

Влажность поддерживали на уровне 70% ПВ ежедневным поли-

вом контрольных (без растений) и опытных сосудов по массе. На VI этапе органогенеза (по Куперман [6]) влажность субстрата в опытных сосудах снижали до уровня коэффициента завядания — 12—14% ПВ — и на этом уровне выдерживали 3 дня, после чего влажность восстанавливали поливом до контрольного уровня 70% ПВ (табл. 3).

В течение вегетации проводили отбор образцов для определения динамики формирования листовой поверхности (на фитопланиметре Licor) и сухой биомассы с последующим расчетом фотосинтетического потенциала (ФП) и чистой продуктивности фотосинтеза (ЧПФ) по А.А. Ничипоровичу [10], БП колоса, ЭСТЛ и тургора листа. В конце опыта определяли структуру урожая и урожайность.

Характеристику ксероморфности структуры растений давали по Палачи [12], устойчивости мембран к воздействию стрессового

Схема опытов по изучению засухоустойчивости АЦПГ пшеницы
(вступление в засуху на VI этапе органогенеза)

Год	Объект исследования	Место проведения опыта	Водный режим*, % к ПВ	Продолжительность засухи, дни
1992	Яр. и оз. пшеницы	Опытное поле	70—14—12	25
1994	Яр. пшеница	«Фитотрон»	70—70—70 <u>70—14—12—70</u>	3
1995	То же	»	70—70—70 <u>70—14—12—70</u>	3
1995	» »	Опытное поле (засушник)	70—70—70 <u>70—14—12—70</u>	20

* В числителе — контроль, в знаменателе — опыт.

фактора внешней среды (проницаемость их для электролитов) — по Кожушко [4].

Водный режим и водообмен изучали с помощью прибора для определения электрического сопротивления тканей листа и тургометра (прибора, определяющего уровень оводненности тканей листа), водопотребление и транспирационный коэффициент оценивали по методикам М.Д. Кушниренко [7], А.М. Гродзинского и Д.М. Гродзинского [1].

В качестве дополнительных критериев продуктивности и устойчивости анализировали содержание хлорофилла *a* и *b* в растворе 96,0% ацетона на спектрометре «Спекол» при длине волны 649 и 665 нм [12].

Определение газообмена и транспирации проводили на приборах ГИП-10 и Licor. Рассчитывали потенциальную продуктивность и процент ее реализации в урожае по Куперман [6].

Коэффициент реализации колоса определяли по В.А. Кумакову и А.П. Игошину [5], учитывая массу колоса в фазе цветения и пол-

ной спелости. Об аттрагирующей способности колоса судили по степени оттока пластических веществ из вегетативных органов в зерно.

Сравнительный уровень скороспелости устанавливали по значениям биоэлектрической реакции средней части колоса с помощью измерителя разности биопотенциалов растений (ГСХИ) по методике М.С. Рубцовой [13].

Сравнительную оценку агрономической и биологической устойчивости исследуемых культур проводили комплексно. Для унификации данных и улучшения их сопоставимости использовали модификацию метода бонитировки. При этом амплитуду изменчивости каждого признака сорта или гибрида разделяли на определенное число рангов, для каждого из которых определяли бонитировочный балл [3].

При идентификации гибридов и их родительских форм были использованы следующие методические указания — [8, 9, 11, 15].

Математическую обработку полученных данных проводили в

вычислительной лаборатории Российского университета дружбы народов на ЭВМ «АСВТ-М-4030» с использованием фортран-программ, разработанных на кафедре генетики и селекции РУДН [2].

Гетерозисный эффект рассчитывали по формулам, предложенным Dowker [14] и Ю.Л. Гужовым [3].

Гетерозисный эффект у яровых гибридов (АЦПГ)

В 5 блоках с реципрочными яровыми гибридами с различными типами чужеродной цитоплазмы наиболее перспективной по гетерозисному эффекту оказалась гибридная комбинация на цитоплазме *S. cereale* (л.92). Здесь по большинству признаков отмечено преимущество прямых гибридов (рис. 1).

Гетерозисный эффект у гибридов определяли по 6 наиболее важным элементам продуктивности: продуктивности растений, крупности зерна, числу зерен на растении, массе зерна с главного колоса, продуктивной кустистости и высоте растений.

В силу различий генетической природы указанных элементов продуктивности характер проявления гетерозисного эффекта в первых чертах гибридных поколениях у этих элементов различен. По отдельным признакам он сохранился без заметных колебаний на довольно высоком уровне у всех гибридных поколений (F_1 - F_4). Так, истинный гетерозис по крупности зерна практически не изменялся в поколениях (10,4—12,2%). В то же время у обратных гибри-

дов наблюдался отрицательный гетерозисный эффект, т.е. проявлялась депрессия во всех поколениях, сохраняющаяся почти на одном уровне (9,9% в F_1 и 10% F_4).

Высокие значения истинного гетерозиса у прямых гибридов отмечены по числу зерен на растении (28,8% в F_1 и 17,4% в F_4). В этих же пределах находился и конкурсный гетерозис. Гибриды, полученные от реципрочных скрещиваний (обратные), уступали прямым по значениям истинного и конкурсного гетерозиса в гибридных поколениях F_1 , F_2 и F_4 , исключением явилось поколение F_3 .

По продуктивной кустистости истинный гетерозис проявлялся весьма неравномерно: он резко возрастал в F_2 (27%) и сохранялся на высоком уровне в F_3 (22,2%).

По высоте растений прямые гибриды характеризовались отрицательными значениями истинного гетерозиса во всех четырех поколениях в отличие от обратных, у которых данный показатель был положительным. Это имеет важное значение и связано с положительным влиянием чужеродной цитоплазмы *S.cereale* (у прямых гибридов) на высоту, что определяет большую устойчивость последних к полеганию.

Значения конкурсного гетерозиса по данному признаку были положительными в четырех поколениях и у прямых, и у обратных гибридов.

Уровень истинного гетерозиса по продуктивности растения у обратных гибридов, как и у обычных, снижался от F_1 к F_4 , в то же время у прямых гибридов он сохранялся во всех четырех поколе-

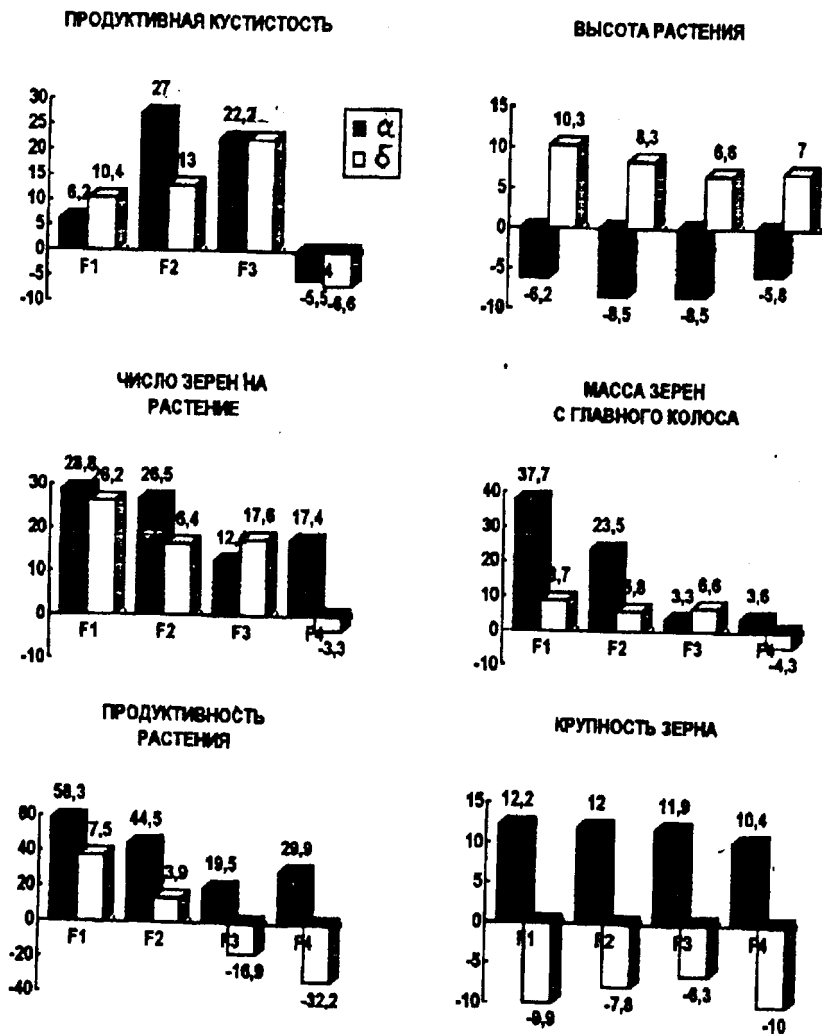


Рис. 1. Проявление гетерозисного эффекта у АЦПГ яровой пшеницы на цитоплазме *S. cereale* (л.92).

a и *b* — прямые и обратные гибриды — соответственно 2-й и 3-й варианты 3-го блока (см. табл. 2).

ниях на довольно значительном уровне (58,3% в F_1 и 29,9% в F_4).

Как показало подробное изучение этой комбинации, прямые

гибриды по большинству показателей продуктивности растений в отличие от обратных характеризуются значительным гетерозис-

ным эффектом, который по отдельным элементам продуктивности сохраняется до F_4 . Таким образом, данная гибридная комбинация имеет важное селекционное значение и может быть использована как непосредственно, так и для получения на ее основе (как донора цитоплазмы) новых перспективных комбинаций с сортами яровой пшеницы, взятыми в качестве опылителей.

Гетерозисный эффект у озимых гибридов (АЦПГ)

Наиболее четко истинный гетерозисный эффект у озимых гибридов проявился по такому наиболее важному показателю, как продуктивность растений. На протяжении трех изученных поколений (F_1 — F_3) у прямых гибридов он равнялся последовательно 10,8, 10,4 и 24,6% (рис. 2), тогда как у обратных он достиг 5,7% лишь в F_1 , а в дальнейшем имел отрицательные значения (—18,5% в F_2 и —4,5% в F_3).

Гетерозисный эффект у прямых гибридов проявился и по массе зерен с главного колоса, особенно в F_2 и F_3 (5,9 и 7,0%). Значительные преимущества имели эти гибриды в проявлении гетерозиса по числу зерен на растении в F_2 и F_3 . Так, в F_2 истинный гетерозис у них составил 4,6%, а у обратных был отрицательным — 31,7%, в F_3 — соответственно 16,9 и 3,3%.

Отрицательные значения истинного гетерозиса как у прямых, так и у обратных гибридов получены по крупности зерновок и высоте растений.

Итак, сравнительный анализ

истинного гетерозиса у прямых и обратных гибридов позволил выделить перспективную ядерно-плазменную гибридную комбинацию озимой пшеницы (АЦПГ) на цитоплазме *Ae.ovata* с участием в качестве опылителя озимого сорта Stuart.

Гетерозисный индекс и индекс снижения гетерозисного эффекта у АЦПГ озимой и яровой пшеницы

Значения гетерозисного индекса (табл. 4) у прямого гибрида озимой пшеницы в 4-м блоке были значительно выше, чем у рецiproчного гибрида по такому признаку, как продуктивная кустистость (соответственно 8,0 и —2,2), а также по продуктивности растений (соответственно 11,3 и 7,0).

Важно, что индекс снижения гетерозиса в 4-м блоке по большинству показателей значительно выше у прямых гибридов, чем у обратных. Этот показатель, отражающий сохранение гетерозисного эффекта в F_2 в сравнении с гетерозисом в F_1 , можно, очевидно, объяснить благоприятным сочетанием конкретного ядерного генотипа (Stuart) с плазмотипом (*Ae.ovata*).

В 3-м блоке, как отмечалось ранее (рис. 1), большинство показателей истинного гетерозиса достигало значительных величин. В соответствии с этим значения гетерозисного индекса по отмеченным элементам продуктивности также были весьма высокими. Наибольшими они оказались у прямого гибрида по таким показателям, как число зерновок с растения, масса зерновок главного колоса, продуктивность растений

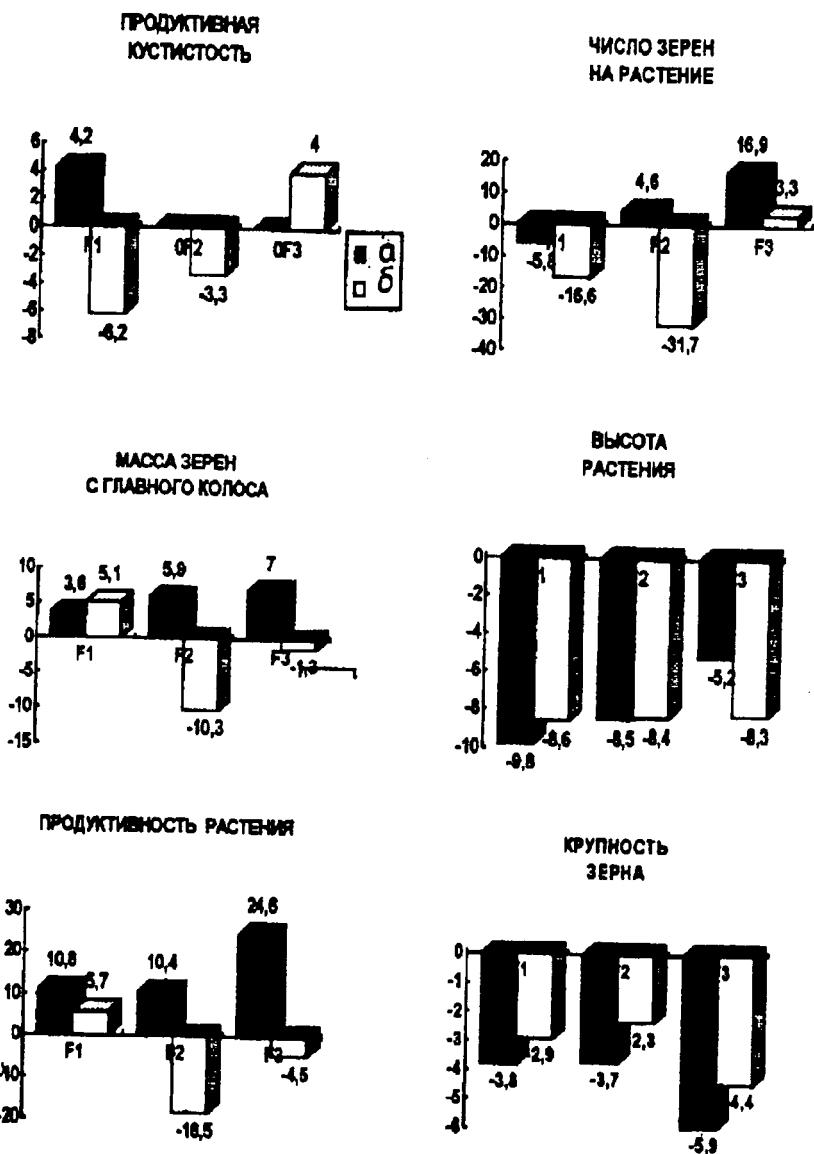


Рис. 2. Проявление гетерозисного эффекта у АЦПГ озимой пшеницы на цитоплазме *Ae. ovata*.

a и *b* — прямые и обратные гибриды — соответственно 2-й и 3-й варианты 4-го блока (табл. 3).

Таблица 4

Гетерозисный индекс и индекс снижения гетерозисного эффекта у АЦПГ озимой и яровой пшеницы во 2-м (числитель) и 3-м (знаменатель) вариантах 4-го и 3-го блоков опыта

Показатель	Продук- тивная кустис- тость	Высота расте- ния	Число зерен на рас- тение	Масса зерна с главного колоса	Продук- тивность растения	Круп- ность зерна
<i>4-й блок, АЦПГ озимой пшеницы</i>						
Гетерозисный индекс	$\frac{8,0}{-2,2}$	$\frac{-5,4}{12,4}$	$\frac{-8,4}{-9,5}$	$\frac{4,5}{5,9}$	$\frac{11,3}{7,0}$	$\frac{9,6}{10,5}$
Индекс снижения гетерозиса	$\frac{330,8}{243,2}$	$\frac{99,9}{83,1}$	$\frac{267,6}{201,7}$	$\frac{97,0}{80,9}$	$\frac{223,0}{172,5}$	$\frac{85,0}{83,2}$
<i>3-й блок, АЦПГ яровой пшеницы</i>						
Гетерозисный индекс	$\frac{7,1}{11,4}$	$\frac{-0,40}{14,7}$	$\frac{23,5}{21,9}$	$\frac{29,5}{8,8}$	$\frac{40,4}{30,0}$	$\frac{13,4}{-8,2}$
Индекс снижения гетерозиса	$\frac{66,6}{57,3}$	$\frac{70,5}{59,8}$	$\frac{38,4}{33,0}$	$\frac{57,2}{63,5}$	$\frac{31,0}{28,7}$	$\frac{79,1}{91,4}$

и крупность зерновок. У обратного гибрида указанные показатели были более низкими (табл. 4).

По крупности зерна, продуктивности растений и числу зерен на растение у прямого гибрида уровень гетерозиса сохранялся во всех четырех поколениях (F_1 — F_4). Эта особенность нашла отражение и в уровне индекса снижения гетерозиса (табл. 4, 3-й блок). Следует обратить внимание на тот факт, что индекс снижения гетерозиса как показатель отношения F_2 к F_1 не учитывает характера отклонения (гетерозис или депрессия). В связи с этим при анализе индекса снижения гетерозиса необходимо учитывать характер его проявления.

По значениям большинства элементов продуктивности прямой гибрид яровой пшеницы превосходил обратный. Индекс сниже-

ния гетерозиса был весьма значительным по продуктивности, кустистости, числу зерен на растение, продуктивности растений и крупности зерна. Важным фактом является то, что у прямого гибрида индекс снижения гетерозиса относится к явлению гетерозиса, тогда как у обратного — к депрессии, он довольно высок и сохраняется в F_1 — F_4 .

По высоте растений, наоборот, у прямого гибрида индекс снижения гетерозиса выражает депрессию, также сохраняющуюся в F_1 — F_4 . Этот факт имеет положительное значение, поскольку уменьшение высоты растений повышает их устойчивость к полеганию. В то же время индекс снижения гетерозиса по этому показателю у обратного гибрида отражает гетерозисный эффект, что обуславливает склонность данного гиб-

Оценка показателей продуктивности и засухоустойчивости (балл) АЦПГ яровой пшеницы (3-й блок опыта) в условиях действия поздневесенней засухи

Показатель	1992 г.			1995 г.		
	вариант					
	1	2	4	1	2	4
Продуктивность:						
продуктивность растения	2	3	1	2	3	1
сухая масса растения	2	3	1	2	3	1
длина стебля	2	3	1	2	3	1
продуктивная кустистость	3	2	1	3	2	1
% реализации потенциальной продуктивности	3	2	1	3	2	1
масса 1000 зерен	3	2	1	3	2	1
фотосинтетический потенциал	3	1	2	3	2	1
чистая продуктивность фотосинтеза	2	3	1	2	3	1
коэффициент реализации колоса	2	3	1	2	3	1
Биологическая устойчивость:						
концентрация хлорофилла <i>a</i>	2	3	1	2	3	1
отношение хлорофиллов <i>a</i> : <i>b</i>	1	3	2	1	3	2
ЭСТЛ	3	2	2	3	1	2
БП середины колоса	2	2	3	1	2	3
число устьиц	1	3	2	2	3	1
число жиллок	1	3	2	1	3	2
тургор листа	1	3	2	2	3	1
коэффициент повреждения мембраны	3	2	1	2	3	1
интенсивность фотосинтеза	1	3	2	1	3	2
интенсивность дыхания корней	2	1	3	2	1	3
транспирационный коэффициент	3	1	2	3	2	1
Сумма баллов по показателям:						
продуктивности	22	22	10	22	23	9
биологической устойчивости	20	25	22	21	26	19
Общая сумма баллов	42	47	32	43	49	28

рида к полеганию. Это в определенной степени нашло отражение в формировании продуктивности растений.

Комплексная оценка устойчивости АЦПГ яровой пшеницы на цитоплазме *S.segale* к почвенной засухе

Сумма баллов, отражающая общий уровень продукционного

процесса и устойчивости растений к дефициту влаги, в условиях полевых опытов 1992 и 1995 гг. свидетельствует о преимуществе прямого гибрида АЦПГ *S.segale* х Энита (вариант 2) перед родительскими формами (табл. 5).

В определенной степени преимущество прямого гибрида яровой пшеницы (АЦПГ с цитоплазмой ржи — л.92 х Энита) по показате-

лям продуктивности связано с сохранением гетерозиса, а по показателям устойчивости с поддержанием водного режима и водообмена на оптимальном уровне. Таким образом, структура морфотипа АЦПГ более пластична как в условиях кратковременной, так и более длительной почвенной засухи, а следовательно, и более устойчива.

Полиморфизм глинада у АЦПГ пшеницы

Анализ высокопродуктивных АЦПГ яровой и озимой пшеницы по электрофоретическим спектрам глинада (полнакриламидный гель) показал, что они имеют гибридное происхождение (табл. 6).

Таблица 6
Формулы глинада у АЦПГ яровой (3-й блок) и озимой (4-й блок) пшеницы в plenaкриламидном геле

Вариант	Белковые формулы сортов и гибридов				Содержание блотинов, %
	α	β	γ	ω	
<i>3-й блок — АЦПГ яровой пшеницы</i>					
Рожь	0	3 4 5	5	2 3 4 6 7 8	—
1	5 6 7	2 3, 4 5	2 3 4	3 4 6, 6, 8 9	100
2	2 4 6 7	2 3, 4 5	2 3 4	2 3 5 6, 6, 8 9	70
	5 6 7	2 3, 4 5	2 3 4	2 3 4 6, 6, 8 9	20
	5 6 7	2 3, 4 5	2 3 4	2 3 5 6, 6, 8 9	10
3	5 6 7	2 3 4 5	2 3 4	3 4 6, 6, 8 9	80
	5 6 7	2 3 4 5	2 3 4	2 3 4 6, 6, 8 9	20
4 (Энита)	2 4 6 7	2 3, 4 5	2 3 4	2 3 5 6, 6, 7 8 9, 9, 10	70
	5 6 7	2 3, 4 5	2 3 4	2 3 5 6, 6, 8 9	30
<i>4-й блок — АЦПГ озимой пшеницы</i>					
Заря	2 4 5 6 7	2 3, 4 5	2 3 4	2 4 6, 6, 7 8 9, 9, 10	100
1	5 6 7	2 3, 4 5	2 3 4	2 3 5 6, 6, 8 9	100
2	5 6 7	2 3 4 5	2 3 4	2 3 6, 6, 8 9	90
	2 4 6 7	2 3, 4 5	2 3 4	2 3 6, 6, 8 9	10
3	5 6 7	2 3, 4 5	2 3 4	2 3 5 6, 6, 8 9	70
	5 6 7	2 3, 4 5	2 3 4	3 4 6, 6, 7 8 9, 9, 10	20
	2 4 6 7	2 3, 4 5	2 3 4	2 4 6, 6, 7 8 9, 9, 10	10
4	2 4 5 6 7	2 3, 4 5	2 3 4	2 3 5 6, 6, 8 9	40
	5 6 7	2 3, 4 5	2 3 4	2 3 5 6, 6, 7 8 9, 9, 10	40
	2 4 6 7	2 3, 4 5	2 3 4	2 3 5 6, 6, 8 9	10
	5 6 7	2 3, 4 5	2 3 4	2 3 4 6, 6, 7 8 9 9 10	10

Среди АЦПГ озимой пшеницы во 2-м варианте 4-го блока (АЦПГ Иген 3 x Stuart) в результате анализа электрофоретических спектров глинадина в полиакриламидном геле выявлено 2 биотипа, а в 3-м (Stuart x АЦПГ Иген 3) — 3. В первом случае преобладал биотип АЦПГ Иген 3, в последнем — биотип материнской формы был выражен слабее.

Исходя из роли аллелей проламинкодирующих локусов в определении генетически обусловленного уровня различных признаков и свойств растений (по Ф.А. Поперело) у яровой пшеницы во 2-м (АЦПГ *S.screale*, л.92 x Энига) и 3-м (Энига x *S.screale*, л.92) вариантах преобладающими блоками глинадина по хромосоме 1А являются блоки 1А5, которые по качеству клейковины и засухоустойчивости считаются близкими к стандарту. По хромосоме 1В качество клейковины и засухоустойчивость уступают стандарту (табл. 7). По хромосоме 1D в прямых скрещиваниях выявлен один аллель — 1D2, близкий по всем показателям к стандарту, а в обратных — 3 аллеля — 1D1 — стандарт, 1D2 — близкий к стандарту, 1D7 — по всем показателям лучший по хромосоме 1D. По хромосоме 6А при прямых скрещиваниях (2-й вариант) обнаружено 2 аллеля — 6А1, 6А3, первый из которых является стандартным, а второй способствует резкому улучшению качества зерна, при обратных — аллель — 6А1 — стандарт. По хромосоме 6В в прямых и обратных скрещиваниях установлен аллель 6В1 — стандартный блок. По хромосо-

ме 6D в прямых скрещиваниях выявлено 2 аллеля: 6D1 — стандартный блок, 6D2, снижающий седиментацию, но присутствующий у всех лучших по качеству пшениц. Последний характеризует преимущество прямых гибридов перед обратными.

Анализ электрофоретических спектров глинадина АЦПГ озимой пшеницы в крахмальном геле (табл. 7) показал, что при прямых скрещиваниях АЦПГ Иген3 x Stuart) АЦПГ являются более однородными по аллелям, чем при обратных. Во 2-м варианте 4-го блока по хромосоме 1А выявлен аллель 1А4 — стандартный блок, отличающийся высокой морозоустойчивостью; по хромосоме 1В — 2 аллеля: 1В1 — стандарт, 1В3 — по всем показателям хуже стандарта; по хромосоме 1D — 2 аллеля: 1D1 — стандартный блок, встречающийся в биотипах с повышенной продуктивностью (во 2-м варианте он представлен на 80%), 1D7 — лучший блок по данной хромосоме. По хромосомам 6А, 6В и 6D не обнаружено разнообразия, в этом случае аллели 6А1, 6В1, D1 — стандарты.

В 3-м варианте (Stuart x АЦПГ Иген 3) гибриды отличаются высокой гетерогенностью. По хромосоме 1А выявлены аллели 1А1, 1А3 и 1А4; по хромосоме 1В — 1В1 и 1В3; по хромосоме 1D — 1D1, 1D3, 1D5 и 1D7; по 6А — 6А1, 6А2; по 6В — 6В1; по 6D — 6D1, 6D2.

Из анализа электрофоретических спектров АЦПГ следует, что они представлены как положительными, так и отрицательными аллелями по хозяйственно-биологическим признакам и качеству

Таблица 7

Электрофоретический анализ АЦПГ яровой (3-й блок) и озимой (4-й блок) пшеницы (крахмальный гель)

Вариант	Сортовая формула глладина						Гомогенность, %
	IA1	IB	ID	6A	6B	6D	
<i>3-й блок — АЦПГ яровой пшеницы</i>							
1	4 IA4	2 IB2	1 ID1	2 6A1	1 6B1	1 6D1	100
2	5 5 IA5	2 2 IB2	2 2 ID2	1 3 6A1+3	1 1 6B1	1 2 6D1+2	30 70
3	5 4 1 IA1+4+5	2 2 2 IB2	2 1 7 ID1+2+7	1 1 1 6A1	1 1 1 6B1	1 1 1 6D1	70 20 10
4	3 IA3	3 IB3	5 ID5	3 6A3	1 6B1	2 6D2	100
Московская 35	6 1 IA1+6	1 1 IB1	1 1 ID1	3 3 6A3	1 1 6B1	2 2 6D2	30 70
<i>4-й блок — озимая пшеница</i>							
1	4 IA4	1 IB1	1 ID1	1 6A1	1 6B1	1 6D1	100
2	4 1 IA4+1	1 3 IB1+3	1 7 ID1+7	1 1 6A1	1 1 6B1	1 1 6D1	80 20
3	1 4 3 4 IA1+3+4	3 1 1 1 IB1+3	7 1 5 3 ID1+3+5+7	1 1 2 1 6A1+2	1 1 1 1 6B1	1 1 2 1 6D1+2	40 30 20 10
4	3 3 4 IA3+4	2 2 2 IB2	5 5 1 ID1+5	1 1 3 6A1+3	1 1 1 6B1	2 1 1 6D1+2	70 20 10
Заря	3 IA3	1 IB1	5 ID5	3 6A3	1 6B1	2 6D2	100

клеяковины. Наиболее высокое содержание положительных аллелей свидетельствует о лучшем ва-

рианте опыта (см. 2-е варианты озимой и яровой пшеницы).

Для снижения гетерогенности и

улучшения отбираемого материала необходимо провести дополнительно электрофоретический анализ по половинкам зерен — эндоспермальной и зародышевой частям. Эндоспермальную часть зерновок исследуют электрофорезом, а зародышевую с лучшими аллелями используют на посев, что позволяет провести индивидуальный отбор по электрофорезу.

Выводы

1. Установлена специфика ядерно-цитоплазматического взаимодействия по биологическим и хозяйственно ценным признакам у яровых и озимых гибридов аллоцитоплазматической пшеницы в реципрокных скрещиваниях в зависимости от типа сорта-опылителя.

2. Выделены перспективные гибридные комбинации аллоцитоплазматической пшеницы (озимой — на цитоплазме *Aegilops ovata*, яровой — *Secale cereale*), у которых отмечен цитоплазматический гетерозисный эффект по продуктивности и другим признакам, сохранившийся на протяжении ряда изученных нами гибридных поколений (F_1 — F_4), что создает генетическую основу для решения проблемы фиксированного гетерозиса у пшеницы.

3. На основании комплексного анатомо-морфологического и физиолого-биофизического анализов установлено влияние типа чужеродной цитоплазмы на адаптационный потенциал растений, в частности, на адаптацию к такому важному фактору, как дефицит влаги в критический период онтогенеза растений.

4. Выявлены перспективные ядерно-цитоплазматические гибридные комбинации озимой и яровой пшеницы, полученные путем скрещивания АЦПГ (донор чужеродной цитоплазмы) с сортами-опылителями, обладающими высоким уровнем «фиксированного» гетерозиса по продуктивности растений. Эти гибридные комбинации представляют собой практический интерес для использования в селекционных программах по созданию новых сортов определенного морфотипа.

5. Сравнительный анализ прямого и обратного гибрида озимой аллоцитоплазматической пшеницы на цитоплазме *Ae. ovata* с применением ряда селекционных индексов позволил установить положительные отличия прямого гибрида от обратного по важным показателям, определяющим свойства устойчивости к полеганию и эффективность использования биомассы растений в процессе формирования у них зерновой продуктивности.

6. Анализ электрофоретических спектров АЦПГ (озимой и яровой пшеницы) позволил определить биотипный состав популяций и выделить ценные биотипы, сочетающие наибольшее количество положительных аллелей (по количеству клейковины, морозостойкости и засухоустойчивости).

ЛИТЕРАТУРА

1. Гродзинский А.М., Гродзинский Д.М. Краткий справочник по физиологии растений. Киев: Наукова думка, 1973. — 2. Гужов Ю.Л., Малюженец Н.С. Применение ЭВМ в селекционно-генети-

ческих исследованиях. М.: УДН, 1986. — 3. *Гуляев Г.В., Гужов Ю.Л.* Селекция и семеноводство полевых культур. М.: ВО Агрпромпиздат, 1987. — 4. *Кожушко Н.Н.* Оценка засухоустойчивости полевых культур. — В сб.: Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям. Л.: ВИР, 1988, с. 10—25. — 5. *Кумаков В.А., Игошин А.П.* Оценка засухоустойчивости сортов пшеницы по коэффициентам реализации потенциальной продуктивности колоса. — В сб.: Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям. Л.: ВИР, 1988, с. 30—34. — 6. *Куперман Ф.М.* Морфофизиология растений. М.: Высшая школа, 1984. — 7. *Кушниренко М.Д.* Адаптация растений к экстремальным условиям увлажнения. Кишинев: Штинца, 1984. — 8. Методика вертикального дискового электрофореза в крахмальном геле и генетический принцип классификации глиадинов. Одес-

са: ВСГИ, 1978. — 9. Методические материалы Госкомиссии по сортоиспытанию сельскохозяйственных культур. М.: МСХ СССР, 1984, вып. 1(33), с. 17—65. — 10. *Ничипорович А.А., Строганова Л.Е. и др.* Фотосинтетическая деятельность растений в посевах. М.: Наука, 1961. — 11. Определение подлинности и сортовой чистоты семян пшеницы по электрофоретическому спектру глиадинов. Л.: ВИР, 1975. — 12. Практикум по физиологии растений. М.: Агрпромпиздат, 1990. — 13. *Рубцова М.С.* Изучение биологических потенциалов в связи с гетерозисом кукурузы. — В кн.: Гетерозис с.-х. растений, его физиологические, биохимические, биофизические основы. М.: Колос, 1975, с. 238—242. — 14. *Dowker et al.* Heterosis. Springer-Verlag-Berlin, Heidelberg, N.-Y., Tokyo, 1983. — 15. Richtlinien für die Durchführung der Prüfung auf Unterscheidbarkeit. Homogenität und Bestandigkeit UPOV, 1974.

*Статья поступила 17 сентября
1996 г.*

SUMMARY

Based on complex anatomic-morphological and physiological-biophysical analysis, influence of «foreign» cytoplasm on increasing the adaptational potential of plants, especially to such important factor as moisture deficiency during the critical period of ontogenesis has been established. The effect of cytoplasmic heterosis on a number of useful productive indications and the most promising hybrid forms with heterosis fixation up to the fourth generation (F_4) have also been detected.

Analysis of highly productive nuclear-cytoplasmic hybrid combinations by electrophoretical gliadine spectra, PAAG and starch gel allows to find out their genetic differences in structure of biotypes reciprocal crosses, and to define the degree of influence of parental properties on the hybrids.