

УДК 635.25:631.527.5

**БИОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И КАРИОЛОГИЧЕСКАЯ
ХАРАКТЕРИСТИКА МЕЖВИДОВОГО ГИБРИДА
F₁ А. СЕРА L. × А. ПСКЕМЕНСЕ В. ФЕДТШ.**

Е. М. ТАРАСОВА, В. А. КОКОРЕВА

(Кафедра селекции и семеноводства овощных и плодовых культур)

Большинство районированных в настоящее время сортов лука поражается болезнями и вредителями, урожайность и лежкость их невысокая. К тому же среди них мало скороспелых сортов. В связи с этим назрела необходимость в селекционном улучшении репчатого лука и в первую очередь в создании исходного материала, обладающего комплексом хозяйственно-полезных признаков.

Одним из методов получения исходного материала может быть отдаленная гибридизация. Применение ее в системе *Allium L.* привлекает все большее внимание селекционеров. Это связано с возможностью передачи луку репчатому отсутствующих у него ценных признаков.

В настоящее время в практике селекционной работы все шире используется кариологический анализ. Исследование кариотипов дает дополнительный материал для работы селекционера, в частности для успешного применения метода межвидовой гибридизации. Характеристика хромосомного состава исходных видов и гибридных форм позволяет, с одной стороны, провести контроль для скрещивания, с другой — дать цитогенетическое обоснование результатов гибридизации.

Лук пскемский *A. pskemense V. Fedtsch.* впервые был использован в скрещиваниях с луком репчатым *A. V. Кузнецовым* [3] как перспективный источник ценных признаков в селекции на качество. В луковице полученного при свободном опылении гибрида содержалось больше сухого вещества и сахаров, чем у лука репчатого. *A. pskemense V. Fedtsch.* (секция Сера Prokh.), в естественных условиях произрастает в горах Западного Тянь-Шаня на высоте около 2000 м. Это гигантское луковичное растение с длинными шнуровидными корнями, характеризующееся повышенным содержанием сухих веществ в луковице.

В настоящей работе мы приводим результаты исследования степени совместимости видов *A. сера L.* (мать) и *A. pskemense V. Fedtsch.* (отец), описание основных биолого-морфологических признаков полученных гибридных популяций и детальный кариотипический анализ гибрида и его родительских видов с целью установления сходства или различия между их кариотипами.

Гибридизацию осуществляли в течение 1979—1981 гг. В отличие от влажного и прохладного 1980 г. вегетационные периоды 1979 и 1981 гг. были жаркими и засушливыми в первой половине. Скрещивания проводили в открытом грунте и под пленкой. *A. pskemense V. Fedtsch.* цветет несколько позднее *A. сера L.*, поэтому для совмещения сроков цветения высадку маточных луковиц *A. сера L.* задерживали в среднем на 10 дней. Зонтики лука репчатого прореживали, оставляя около 100 крупных бутонов, и изолировали пергаментными изоляторами. Цветки кастрировали по мере их раскрытия. Опыление проводили дважды через 2—3 сут после раскрытия цветка. Пыльцу подсушивали и хранили в эксикаторе при температуре 4° не более 7 дней. Результаты гибридизации оценивали по числу завязавшихся коробочек и семян. Гибридные семена высевали в ящики в теплице в начале апреля, рассаду вы-

саживали в поле в середине мая. Учитывали всхожесть, выход семян, число сохранившихся к осени растений.

Гибридная популяция состояла в 1-й год жизни (1980) из 330 растений, во 2-й (1981) — из 270 растений. В контроле было 20 растений *A. сера L.* сорта Стригуновский и 9 растений *A. pskemense V. Fedtsch.* Фенологические наблюдения, биометрические учеты проводили по общепринятым методикам. Фертильность пыльцы определяли методом окрашивания ее в растворе ацетокармина. Для карнологического исследования использовали проростки семян, полученных в результате скрещивания. Неокрашенные давленные временные препараты анализировали в системе фазового контраста микроскопа. Техника приготовления препаратов описана ранее [4]. Наиболее хорошие метафазные пластинки фотографировали в иммерсионной системе микроскопа МБИ-15 (объектив $90\times 1,25$). Всего в дальнейшем анализе для *A. сера L.* было использовано 15 метафазных пластинок, для *A. pskemense V. Fedtsch.* — 8; *A. сера L. \times A. pskemense V. Fedtsch.* — 15. Характеристики хромосом — относительную длину l (%), абсолютную длину диплоидного набора L (мкм) и плечевой индекс M (отношение размеров длинного и короткого плеч хромосомы) — вычисляли, исходя из размеров плеч каждой хромосомы на фотографии. Полученные данные обрабатывали статистически с использованием критериев Стьюдента, Колмогорова — Смирнова, методов поликариограмм [7] и последовательного анализа распределений хромосом [4].

A. сера L. достаточно легко скрещивается с *A. pskemense*. Так, гибридных семян в 1979—1980 гг. завязалось в среднем соответственно 16,4 и 29,6 % (от 0,9 до 44,1 % по отдельным растениям). Всхожесть семян была на уровне 55,0 %. Выход семян в зависимости от количества всходов около 98,0 %. К осени сохранялось 75—85 % от количества высаженных в поле растений. Популяция *A. сера L. \times A. pskemense* разнокачественна — наряду с явно гетерозисными растениями имеются слабые, отстающие в росте, которые часто гибнут.

Межвидовые гибриды F_1 — многолетние с двухлетним циклом развития, в фенотипическом выражении уклоняются в сторону *A. pskemense*. Характеристика гибридов и их родительских форм приведена в табл. 1. Гибридные растения 1-го года жизни представлены луковичными формами, средний диаметр луковицы 3,0 см. В 1980 г. у 20 % растений диаметр луковиц был равен 4 и более сантиметрам (рис. 1).

Гибридная популяция F_1 оказалась неоднородной по всем изученным признакам; количество листьев, ветвей, диаметр соцветия варьировали у отдельных растений в широких пределах. Коэффициенты вариаций по высоте растений гибридов 1-го года жизни и семенников составляли соответственно 12 и 14,5 %. Исходные виды различались по форме соцветий — зонтик *A. сера* округлый (индекс соцветия 0,88); *A. pskemense* — округло-плоский ($I=0,55$); гибрид по этому признаку занимал промежуточное положение ($I=0,74$). По срокам начала цветения гиб-

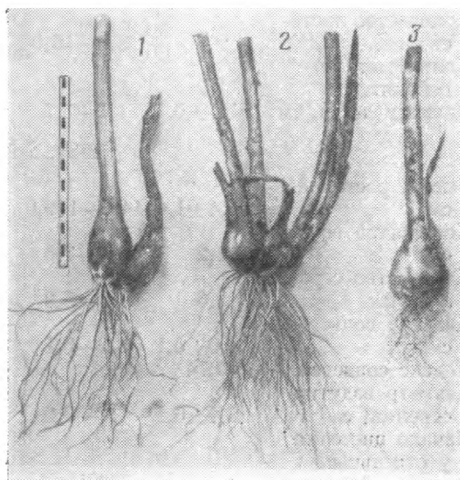


Рис. 1. Луковицы *A. pskemense V. Fedtsch.* (1), *A. cepa L. \times A. pskemense V. Fedtsch.* (2) и *A. cepa L.* (3).

Характеристика межвидового гибрида F_1 *A. сера* L. × *A. pskemense* B. Fedtsch. и его родительских видов

Показатель	<i>A. сера</i> × <i>A. pskemense</i>		<i>A. сера</i> (Стригуновский)		<i>A. pskemense</i>	
	\bar{s}	min—max	\bar{s}	min—max	\bar{s}	min—max
1980, 1-й год жизни						
Диаметр, луковичы, см	3,6±0,5	3,1—4,5	4,4±0,5	3,0—5,2		
Высота растений, см	47,0±1,5	34,0—67,0	46,9±2,0	32,0—58,0		
Количество листьев, шт.	9,3	8,0—15,0	8,7	7,0—11,0		
Количество ветвей, шт.	1,2	1,0—2,0	1,1	1,0—11,0		
Диаметр листа, см	1,4±0,1	1,1—1,7	1,1±0,2	0,8—1,3		
1981, 2-й год жизни						
Высота растений, см	88,4±1,0	44,0—110,0	86,0±2,0	69,0—104,0	95,2±3,0	76,0—124,0
Количество ветвей, см	4,2	2,0—7,0	4,0	2,0—6,0	9,0	2,0—17,0
Количество стрелок, шт.	2,3	1,0—5,0	3,0	1,0—5,0	3,7	1,0—16,0
Диаметр соцветия, см	4,0±0,1	3,2—5,1	4,8±0,1	3,5—7,0	5,0±0,1	4,5—6,0
Индекс соцветия	0,74		0,88		0,55	
Диаметр вздутия стрелки, см	2,4±0,1	1,2—3,5	2,4±0,1	1,6—3,0	3,7±0,1	2,5—4,0
Начало цветения у отдельных растений	5/VII—17/VII		30/VI—3/VII		11/VII—16/VII	

ридные растения также занимали промежуточное положение, но в экстремальных условиях 1981 г. различия прослеживались нечетко.

Фертильность пыльцы гибридов при первом цветении (1981 г.) составила в среднем 28,5 % (от 0 до 90 %). Число растений с абсолютно стерильной пыльцой было довольно высоким (17,9 %). Семяпродуктивность при свободном опылении не превышала в среднем 0,1 %, причем семена завязались только у 12,3 % растений и были в основном невыполненными. Непосредственной связи между семяпродуктивностью и фертильностью пыльцы не обнаружено — коэффициент корреляции 0,16 ($s_r = 0,21$).

Полученный в результате скрещивания гибрид оказался диплоидом с соматическим числом хромосом $2n = 16$. Абсолютная длина диплоидного набора (L) данного лука колебалась от 113 до 194 мкм, размер хромосом (l) варьировал в пределах 6—16 мкм. Для *A. pskemense* B. Fedtsch. эти значения составляли: L — 161—245 мкм, l — 7—19 мкм, для *A. сера* L — соответственно 148—194 и 7—16 мкм.

Кариотип каждого из трех видов содержал по одной паре хорошо идентифицируемых спутничных акроцентрика с микроспутниками на коротких плечах. Результаты измерений среднего значения плечевого индекса и относительной длины спутничных хромосом представлены в табл. 2. Оказалось, что спутничные хромосомы всех трех луков не различаются ни по плечевому индексу, ни по относительной длине (табл. 3).

У остальных хромосом изученных луков строение метацентрическое и субметацентрическое. Идентификация их проводилась методами поликардиограмм и последовательным построением распределений хромосом в зависимости от относительной длины и плечевого индекса. На

Морфометрическая характеристика кариотипов гибрида и родительских видов

Кариотипические группы	Число хромосом в группе	$\bar{M} \pm m$	$(\bar{l} \pm m), \%$	$(\bar{l} \pm m),$ мкм	$(\bar{L} \pm m),$ мкм
А. сера L., 15 клеток					
1 — большие метацентрики	2	1,05±0,02	7,54±0,06	13,20±0,10	
2 — средние субметацентрики	6	1,54±0,06	6,80±0,07	11,90±0,12	
3 — средние метацентрики	2	1,06±0,02	6,24±0,08	10,90±0,14	174,8±3,4
4 — малые метацентрики	2	1,03±0,03	5,26±0,09	9,20±0,15	
5 — малые субметацентрики	2	1,58±0,08	4,80±0,09	8,40±0,16	
— спутничные хромосомы	2	3,24±0,42	5,64±0,28	9,90±0,49	
6	$\Phi = 2(1L_m + 1S_m + 1M_m + 3S_s + 1M_s + 1M_a)$				
А. pskemense В. Fedtsch., 8 клеток					
1 — большие субметацентрики	4	1,46±0,06	7,36±0,09	14,30±0,17	
2 — средние метацентрики	2	1,12±0,03	6,78±0,08	13,10±0,15	
3 — средние субметацентрики	2	1,41±0,06	6,31±0,08	12,20±0,15	
4 — малые субметацентрики	4	1,16±0,05	5,80±0,13	11,20±0,25	194,1±3,0
5 — малые субметацентрики	2	1,40±0,06	5,31±0,10	10,30±0,19	
6 — спутничные хромосомы	2	3,88±0,81	5,50±0,18	10,70±0,35	
	$\Phi = 2(2L_s + 1S_m + 1S_s + 2M_s + 1M_s + 1M_a)$				
А. сера L. × А. pskemense В. Fedtsch., 15 клеток					
1 — большие метацентрики	1	1,07±0,02	8,20±0,18	13,70±0,30	
2а — большие субметацентрики	1	1,72±0,07	7,58±0,08	12,70±0,13	
2б — то же	3	1,55±0,08	7,05±0,07	11,80±0,12	167,3±3,0
3 — средние субметацентрики	3	1,17±0,03	6,67±0,07	11,20±0,12	
4 — малые субметацентрики	3	1,16±0,04	5,91±0,09	9,90±0,15	
5а — то же	2	1,43±0,09	5,11±0,06	8,55±0,10	
5б — » »	1	1,21±0,06	4,97±0,06	8,30±0,10	
6 — спутничные хромосомы	2	3,26±0,58	5,57±0,12	9,30±0,20	
	$\Phi = 1L_m + (1L_s + 3L_s) + 3S_s + 3M_s + 2M_s + 1M_s + 2M_a$				

П р и м е ч а н и е. При составлении формул использовали следующие обозначения: метацентрики (m) с $\bar{M} \sim 1,00-1,15$; субметацентрики (s) с $\bar{M} \sim 1,15-3,0$; акроцентрики (a) с $\bar{M} > 3,0$; большие (L) с $\bar{l} \geq 7,0$; средние (S) с $\bar{l} \sim 6,0-7,0$; малые (M) с $\bar{l} < 6,0$.

рис. 2 представлены поликариограммы исследованных луков. Распределение точек на поликариограмме гибрида позволило выделить 7 кариотипических групп, у *A. pskemense* и *A. сера* — по 5 групп (не считая группы спутничных хромосом), что согласуется с литературными данными [4].

Для каждой кариотипической группы вычислены средние значения морфометрических параметров, которые представлены в табл. 2. На основе этих данных составлены формулы кариотипов и построены идиограммы (рис. 2). Нечетное число хромосом почти во всех кариоти-

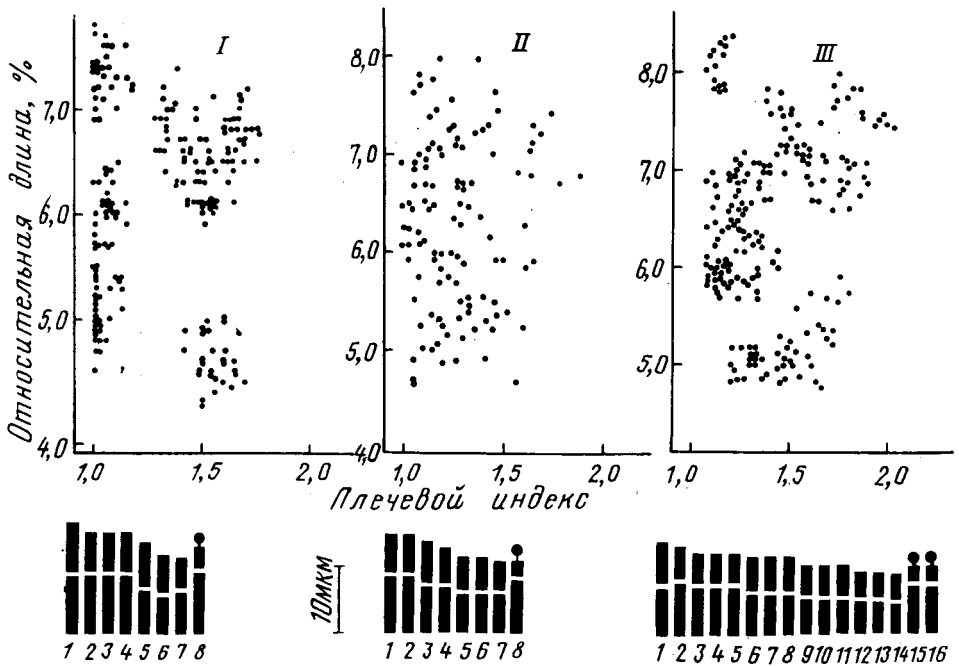


Рис. 2. Поликариогаммы (вверху) и идиограммы.

I — *A. sera* L. ($n=8$); II — *A. pskemense* B. Fedtsch. ($n=8$); III — *A. sera* L. \times *A. pskemense* B. Fedtsch. ($2n=16$).
 На идиограмме I следует читать 2—4; на II — 1—2, 5—6; на III — 3—5, 6—8, 9—11, 12—13, 15—16; 3, 4, 7 и 10 не читаются.

пических группах гибрида говорит о том, что он содержит хромосомы разных видов. С другой стороны, в клетках гибрида отмечено наличие хромосомных aberrаций, преимущественно дисцентриков (рис. 3) и делений, отсутствующих у родительских видов. Все это ведет к неправильному протеканию процессов мейоза, а следовательно, и дальнейшему нарушению процессов образования пыльцы и женских генеративных органов.

На рис. 4 представлены накопленные частоты хромосом, не имеющих маркеров, в зависимости от плечевого индекса и относительной длины. Из табл. 3 видно, что характер распределения этих хромосом у пар *A. sera* и *A. pskemense*, *A. sera* и *A. sera* \times *A. pskemense* различается по плечевому индексу. У пары *A. pskemense* и *A. sera* \times *A. pskemense* между распределением хромосом как по относительной длине, так и по плечевому индексу статистически значимых различий не обнаружили. При более детальном сравнительном анализе этой пары луков по кариотипическим группам (формулам кариотипа) наблюдалось отсутствие значимых различий ($\lambda_I^2=0,31$, $\lambda_M^2=0,50$) и в отношении

Таблица 3

Сравнение кариотипов гибрида и его родительских видов

Вид	λ_I^2	λ_M^2	t_I	t_M
<i>A. sera</i> и <i>A. pskemense</i>	0,77	4,16	0,43	0,70
<i>A. sera</i> и <i>A. sera</i> \times <i>A. pskemense</i>	0,46	4,09	0,24	0,03
<i>A. pskemense</i> и <i>A. sera</i> \times <i>A. pskemense</i>	0,52	1,02	0,32	0,59
$\lambda_{01}^2=2,65$ $t_{01}=2,56$				
$\lambda_{05}^2=1,84$ $t_{05}=1,96$				

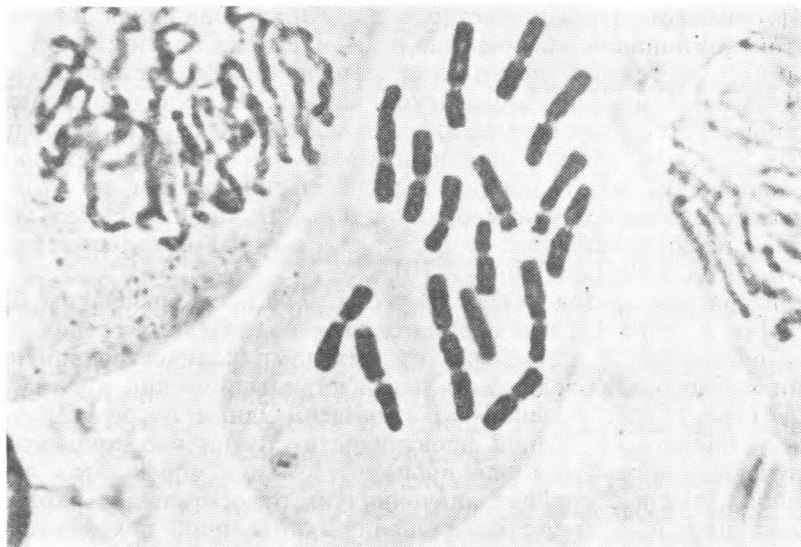


Рис. 3. Метафазная пластинка *A. sera* L. × *A. pskemense* В. Fedtsch. с дицентриком.

малых субметацентриков (группы 4 и 5 у *A. pskemense* и 4, 5а и 5б у гибрида). Дальнейшее сравнение показало различия по плечевому индексу как в группах больших субметацентриков ($\lambda_1^2 = 1,63$, $\lambda_M^2 = 3,02$ для группы 1 у *A. pskemense* и групп 2а, 2б у гибрида), так и в остальных группах ($\lambda_1^2 = 1,49$, $\lambda_M^2 = 5,35$ для групп 2, 3 у *A. pskemense* и групп 1 и 3 у гибрида).

По имеющимся данным, *A. sera* L. легко скрещивается с *A. pskemense* В. Fedtsch., гибриды F_1 жизнеспособны, стерильны, свободно скрещиваются с обоими родителями [9, 10], беккроссы которых от свободного опыления так же стерильны, как F_1 [6]. В частности, Макко-

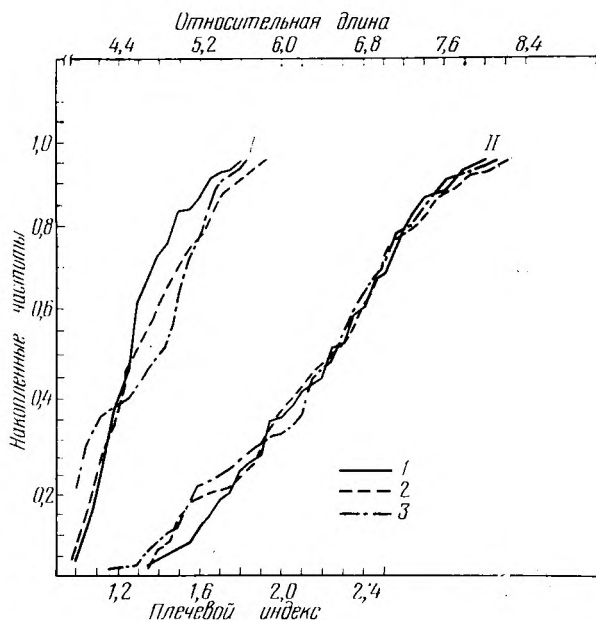


Рис. 4. Накопленные частоты хромосом, не имеющих маркеров, *A. sera* L. (3), *A. pskemense* В. Fedtsch. (1), *A. sera* L. × *A. pskemense* В. Fedtsch. (2) в зависимости от относительной длины (I) и плечевого индекса (II).

лум [6] отмечает, что количество семян, образовавшихся на гибридах F_1 , в этой комбинации не превышало 3—4 шт. на зонтик; стерильность наблюдалась в течение нескольких лет, но затем постепенно снижалась. Детальной морфобиологической характеристики данного гибрида в указанных работах не приводится, хотя отмечается, что в проявлении основных морфологических признаков растений он занимает промежуточное положение по отношению к родительским видам, но отличается наличием гетерозиса по размеру луковицы. В наших опытах эффекта гетерозиса по этой величине не наблюдалось, но в остальном наши результаты согласуются с данными [6].

В литературе дается кариотипический анализ *A. pskemense* В. Fedtsch. [11] и *A. сера L.*, а о гибридах этих видов таких сведений в настоящее время нет. В нашей работе методами количественной идентификации хромосом проведен детальный кариотипический анализ гибрида F_1 *A. сера L. × A. pskemense* В. Fedtsch. Одним из результатов его явилось установление полной идентичности спутничных хромосом всех трех изученных луков, которая проявилась как в морфологии спутничного района, так и в средних значениях их относительных параметров. Этот факт наряду с отсутствием значимых различий в характере распределений хромосом, не имеющих маркеров, по относительной длине у изученных луков позволяет предполагать возможность филогенетической близости *A. сера L.* и *A. pskemense* В. Fedtsch. на каком-то этапе эволюции. При общем сравнении поликариограмм этих луков отмечается визуальное сходство между поликариограммами *A. pskemense* В. Fedtsch. и гибрида. Действительно, при сравнении распределений у хромосом, не имеющих маркеров, а также в группах малых субметацентриков статистически значимых различий не обнаруживается ни по относительной длине, ни по плечевому индексу. Не исключено, что этот факт и наблюдаемое нами в опытах по скрещиванию фенотипическое уклонение признаков гибрида F_1 в сторону характерных признаков *A. pskemense* В. Fedtsch. находятся в определенной связи.

В отношении двух других комбинаций такой анализ не проводится, что указывает на явное различие немаркированных хромосом кариотипов этих сочетаний. Последнее согласуется с приведенными в литературе [11] результатами, согласно которым при одинаковой суммарной длине хромосом набора в мейозе и внешнем визуальном сходстве кариотипов отдельные хромосомы имеют явные различия.

Отмеченное нами наличие хромосомных aberrаций в метафазных пластинках гибрида говорит о повышенном по сравнению с родительскими видами мутационном процессе в клетках его корешков. Повышенные уровни мутационного процесса у гибридов отмечалось ранее другими авторами [2, 8]. При естественном мутагенезе обычно возникают aberrации (чаще мосты) хроматидного типа, однако у растений при естественном мутагенезе возможно возникновение дицентриков хромосомного типа. Ни семена исследованных нами гибридов, ни сами гибридные растения не подвергались воздействию каких-либо мутагенных факторов, поэтому возникновение в клетках aberrаций хромосом можно объяснить только влиянием присутствующих в клетке хромосом, принадлежащих другому виду. По-видимому, подобные нарушения имеют место и в мейотических хромосомах. Причиной стерильности F_1 *A. сера L. × A. pskemense* В. Fedtsch. С. Сэйни и Г. Дейвис [11] считают дегенерацию клеток тапетума, являющуюся следствием нарушений в мейозе, которые возникают на стадии тетрад. Несмотря на то, что конъюгация хромосом, согласно результатам данных авторов, протекает нормально, что говорит в пользу возможности родственной близости *A. сера L.* и *A. pskemense* В. Fedtsch., совершенно ясно, что при имеющихся различиях в кариотипах этих видов абсолютно нормальное протекание всех фаз мейоза в гибридах маловероятно.

Выводы

1. Приведено биолого-морфологическое описание гибрида F_1 А. сепа L. и A. pskemense B. Fedtsch., у которого отмечено доминирование основных признаков A. pskemense B. Fedtsch. F_1 гибрида характеризуется высоким уровнем стерильности пыльцы и слабой способностью к образованию семян.

2. Методами количественного анализа хромосом систематизированы кариотипы полученного гибрида и его родительских форм. Определены морфометрические характеристики выделенных кариотипических групп, на основании которых построены идиограммы и составлены формулы кариотипов.

3. В результате анализа формул кариотипа и распределений хромосом, не имеющих маркеров, показана гибридность кариотипа А. сепа L. \times A. pskemense B. Fedtsch. В отличие от родительских видов у гибрида отмечены хромосомные aberrации.

4. У кариотипов всех трех изученных луков спутничные хромосомы не различаются ни по одному из использованных в работе показателей, в частности по средним значениям относительных параметров спутничных хромосом и по морфологии спутничного района.

ЛИТЕРАТУРА

1. Даева О. В. Биоморфологические типы, экология и опыт культуры среднеазиатских луков в Москве. — Автореф. канд. дис. М., 1959. — 2. Карпеченко Г. Д. Теория отдаленной гибридизации. — В кн.: Теоретич. основы селекции, М. — Л.: Сельхозгиз, с. 292—354. — 3. Кузнецов А. В. Дикорастущие виды лука в центрах их обитания. — Тр. Кубан. с.-х. ин-та, 1976, вып. 123, с. 66—70. — 4. Тарасова Е. М. Кариологическое изучение некоторых диких и культурных видов рода Allium L. — Автореф. канд. дис. Л., 1973. — 5. Хвостова В. В., Прокофьева А. А., Сидоров Б. Н., Соколов Н. Н. Влияние условий космического полета на семена вы-
- ших растений и на актиномицеты. — Проблемы космич. биол., 1962, вып. 2, с. 153—163. — 6. McCollum G. O. — J. Amer. Soc. Hort. Sci., 1971, vol. 96, N 3, p. 359—362. — 7. Patau K. — Amer. J. Human Gen., 1960, vol. 12, p. 250—257. — 8. Poole Ch. F. — Agricult. Sci., Univ. of Calif., 1932, N 6, p. 9. — 9. Saini S. S., Davis G. N. — Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 1967, vol. 91, p. 401—409. — 10. Saini S. S., Davis G. N. — Economic bot., 1969, vol. 23, N1, p. 137—139. — 11. Saini S. S., Davis G. N. — Amer. Soc. Hort. Sci., 1970, vol. 95, N 1, p. 102—105.

Статья поступила 7 декабря 1981 г.

SUMMARY

In the result of breeding of bulb onion Allium sepa with wild variety Allium pskemense B. Fedtsch. hybrid of Allium sepa L. \times A. pskemense B. Fedtsch. was received. Phenotypical properties of A. pskemense B. Fedtsch. prevail in it; pollen and productivity of seeds are highly sterile.

With the help of quantitative methods of chromosome identification and metaphase analyses method the hybrid karyotypes and fundamental karyotypes were systematized. Morphometric characteristics of received karyotype groups were determined. Sputnik chromosomes in karyotypes of these onions were identical. Unlike fundamental karyotypes of A. sepa L. and A. pskemense B. Fedtsch. hybrid karyotype got chromosome aberrations. The results of morphological and karyotype analyses showed that there could be a certain phylogenetic relation between these types of onions.