

УДК 631.522/.524

РОЛЬ ПОЛИПЛОИДИИ В СЕЛЕКЦИИ И ЭВОЛЮЦИИ ПШЕНИЦЫ

А. Р. ЖЕБРАК

В этом году мировая научная общественность отмечает 90-летие выдающегося советского генетика А. Р. Жебрака, большая часть жизни которого связана с Тимирязевской сельскохозяйственной академией.

В декабре 1919 г. Антон Романович подал заявление ректору с просьбой зачислить его студентом на сельскохозяйственное отделение. В январе 1920 г. учебу пришлось прервать, так как шла гражданская война и Жебрака направили на Южный фронт. Только в 1924 г. он смог продолжить учебу в академии. В 1925 г. ее окончил и был оставлен в аспирантуре; с 1926 г. начал самостоятельно проводить эксперименты. В 1930—1931 гг. стажировался в США в лабораториях всемирно известного профессора Дэнна в Колумбийском университете и профессора Моргана в Калифорнийском технологическом институте. В 1932 г. А. Р. Жебрак назначается заведующим кафедрой генетики Московской сельскохозяйственной академии, которую возглавлял 17 лет. В 1936 г. защитил докторскую диссертацию и был утвержден профессором. За достижения в преподавательской и исследовательской работе в 1940 г. А. Р. Жебрак был удостоен ордена «Знак Почета», а в 1944 г.— ордена Трудового Красного Знамени.

Научные интересы А. Р. Жебрака были связаны главным образом с отдаленной гибридизацией и полиплоидией. Он полагал, что именно эти два фактора являются определяющими в эволюции пшеницы и должны стать решающими в ее селекции. Созданные им амфидиплоидные формы пшениц в начале 40-х годов были переданы многим селекционным станциям, однако впоследствии они потерялись в связи с трагическими событиями в судьбе генетики.

Предлагаемая читателю статья А. Р. Жебрака была подарена им библиотеке Тимирязевской академии 5 апреля 1946 г., о чем свидетельствует дарственная надпись, сделанная автором на первой странице работы.

Пшеница является одной из важнейших сельскохозяйственных культур. Посевная площадь, занятая пшеницей, превышает 160 млн га. Ежегодные сборы зер-

на пшеницы превышают 140 млн т. В хлебном балансе людей пшеница является основной продовольственной культурой.

Пшеница — одно из древнейших

возделываемых растений. Уже на самых ранних ступенях земледельческой культуры пшеница выступает как важнейшее хлебное растение в Китае, в Северо-Западной Индии, в Месопотамии, Египте, Закавказье, Малой Азии и Иране. Декандоль высказывает мысль, что она древнее всех древнейших языков, поскольку почти во всех языках она имеет свое наименование. Марр полагает, что в Южной Европе она введена в культуру еще до того времени, пока здесь сложилась членораздельная речь. В Египте пшеница возделывалась за 10 000 лет до нашей эры. Археологические находки каменного века свидетельствуют, что уже в то время в Европе была пшеница. Таким образом, многие поколения людей в течение тысячелетий бессознательно и сознательно работали над пшеницей. Многие, наиболее распространенные в настоящее время, виды пшеницы известны были в самое отдаленное время. Происхождение рода *Triticum* относят к третичному периоду. Тогда же произошли и приматы, которые использовали пшеницу в качестве пищи.

Родоначальной формой рода *Triticum* является дикая *Tr. polypocsum* (однозернянка). Наиболее вероятным представлением о происхождении видов пшеницы являются следующие: родоначальной формой видов пшениц был родовой тип пшеницы, по-видимому, близкий к дикой однозернянке, от которой произошла культурная однозернянка, через посредство мутационного процесса. В результате удвоения числа хромосом у дикой однозернянки произошла дикая двузернянка. Дикая двузернянка могла также произойти в результате гибридизации дикой однозернянки с близким к ней 14-хромосомным видом злака, с последующим удвоением числа хромосом. Наличие двух геномов у



двузернянок говорит в пользу этого пути происхождения. Культурные двузернянки и все 28-хромосомные виды могли произойти в результате трансгенационного процесса дикой двузернянки. Вероятен также и путь происхождения 28-хромосомных видов через удвоение числа хромосом у культурной однозернянки или у гибридов культурной однозернянки с близким к нему 14-хромосомным видом злака.

Мягкие пшеницы и все другие 42-хромосомные виды произошли от скрещивания 28-хромосомных видов пшеницы с 14-хромосомными видами, с последующим удвоением числа хромосом. Тот факт, что у гибридов между мягкими пшеницами и рожью имеет место автосинтез пшеничных хромосом, свидетельствует о том, что в происхождении мягких пшениц принял участие автополиплоидный вид пшеницы.

Современный род *Triticum* представлен видами с 14 хромосомами, 28 и 42. Таким образом, виды пшениц составляют полиплоидный ряд, кратный 7 хромосомам. Наиболее древними видами являются виды с меньшим числом хромосом, в дан-

ном случае виды, имеющие 14 хромосом в диплоидном наборе. Минимальное число хромосом у пшеницы, при котором может существовать гамета данного вида, равно 7. Как известно, для этого минимального числа хромосом введен термин — геном. В геном, таким образом, включается комплекс определенного количества хромосом, проявляющийся как целостное единство. Реальность закономерности геномов особенно резко выступает в полиплоидных видах пшеницы и при скрещивании разнохромосомных видов. Группа видов 14-хромосомных пшениц характеризуется одними качествами, группа 28-хромосомных пшениц — другими, а виды 42-хромосомных — третьими. При скрещивании разнохромосомных видов с гомологичными геномами формообразовательный процесс идет в направлении выпадения форм с уравновешенными хромосомными комплексами. Обычно нормально жизнеспособными формами оказываются только те, которые содержат числа хромосом, кратные 7 в диплоидном состоянии. Следовательно, число хромосом является реальным показателем границы между видами. Конечно, не только число хромосом являются показателями границ между видами, но и структура последних: в пределах 42-хромосомных, 28-хромосомных, 14-хромосомных имеются разные виды, и некоторые из них при одном и том же числе хромосом резко обособлены. Наиболее генетически обособленным видом является *Triticum Timopheevi*.

В эволюции пшениц можно наметить следующие основные направления: 1) автополиплоидия, 2) аллополиплоидия, 3) перекомбинирование геномов у межвидовых гибридов и 4) через посредство качественных изменений генов и генных связей, а также в результате

мелких структурных перестроек.

Происхождение разнохромосомных групп пшениц осуществлялось на основе первых трех процессов. Дифференциация видов в пределах одной хромосомной группы осуществляется посредством качественных изменений генов, а также в результате мелких хромосомных перестроек.

Эволюция на основе автополиплоидии, аллополиплоидии и комбинаций геномов при отдаленных скрещиваниях протекает значительно быстрее, чем на основе мелких мутационных изменений, и поэтому при создании новых таксономических единиц приходится избирать первые направления. Выход за пределы тех качеств, которые имеются в современных видах пшениц, возможен только в результате автополиплоидии, аллополиплоидии и отдаленной гибридизации. Учитывая, что в эволюции пшениц уже имело место удвоение числа хромосом и что современные культурные виды являются полиплоидами, следует отдать предпочтение отдаленным скрещиваниям, с контролируемым удвоением числа хромосом или отдаленным скрещиваниям без такого контроля. Примером работ первого рода является наша работа по получению пшениц с новыми числами хромосом.

Как известно, наиболее высокохромосомная группа пшениц представлена рядом видов, из которых наиболее распространенным видом является мягкая пшеница *Tr. vulgare*. Этот вид возделывается почти до Полярного круга в Северном и Южном полушариях. Он представлен яровыми и озимыми формами, при этом наиболее зимостойкие сорта имеются только среди этого вида пшениц.

Тот факт, что наиболее дифференцированным и распространенным видом пшеницы является вид

мягкой пшеницы с большим числом хромосом, может быть объяснено тем, что именно благодаря большому числу хромосом этот вид эволюционировал и приспосабливался к различным ареалам быстрее других. Наиболее ценными видами табака, овса, земляники, ирисов, георгин и других растений являются также высокохромосомные.

Большая приспособляемость и большая хозяйственная ценность многохромосомных видов культурных растений побуждала многих генетиков заниматься изысканием методов для увеличения числа хромосом. Наши работы по полиплоидии пшениц были начаты в том же плане, как и работы других генетиков по полиплоидии растений. Дополнительным стимулом для получения полиплоидных видов пшениц было стремление наших земельных органов продвинуть пшеницу на север и в другие районы страны, где пшеница была распространена мало. Нам казалось, что если многохромосомная мягкая пшеница занимает большой ареал и приспособлена к различным условиям среды, то, если повысить плоидность пшеницы, станет возможным еще большее расширение ареала ее распространения и продвижения в те районы, в которых в настоящее время пшеница не удается. Таким образом, нужно было сделать пшеницу более пластичной и привить ей ряд признаков, которые встречаются у некоторых видов этого рода. Ряд особенно ценных качеств находится у видов, генетически обособленных, каковыми являются виды: *Tr. monosocum* and *Tr. Timopheevi* (однозернянка и пшеница Тимофеева).

Ценными качествами однозернянки являются ее неполегаемость и иммунитет к ржавчине. Особенно резко выражен иммунитет у *Triticum Timopheevi*.

Отличительной особенностью этих видов является их генетическая обособленность от всех других видов пшениц, и поэтому при скрещивании получают гибриды совершенно стерильные, а при удвоении числа хромосом у стерильных гибридов восстанавливается их плодовитость и есть возможность получить новые типы пшениц с большими числами хромосом.

Когда мы приступили к работам по скрещиванию *Triticum Timopheevi* с другими видами пшениц, то уже было выяснено, что гибриды этого вида с другими видами — стерильны, и поэтому мы одновременно ставили задачу получения аллополиплоидных или амфидиплоидных типов пшениц. В разные годы, начиная с 1938 г., мы получали большое количество гибридных зерен, подвергали воздействию раствора колхицина и получали амфидиплоидные типы пшениц. К настоящему времени нами получены амфидиплоидные типы в следующих межвидовых сочетаниях:

Triticum durum × *Triticum monosocum* (2n—42), *Tr. Durum* × *Tr. Timopheevi* (2n—56).

Tr. turgidum × *Tr. Timopheevi* (2n—56), *Tr. persicum* × *Tr. Timopheevi* (2n—56).

Tr. polonicum × *Tr. Timopheevi* (2n—56), *Tr. orientale* × *Tr. Timopheevi* (2n—56).

Tr. polonicum × *Tr. durum* (2n—56), *Tr. vulgare* × *Tr. Timopheevi* (2n—70).

Tr. durum × *Tr. vulgare* (2n—70).

В межвидовые скрещивания для получения амфидиплоидов были вовлечены многие разновидности и сорта 28- и 42-хромосомных видов. Амфидиплоиды получены в 81 межвидовой комбинации прямых и реципрокных скрещиваний. Если учесть, что по некоторым комбинациям амфидиплоиды получались

повторно в разные годы, то число всех полученных нами амфидиплоидов пшениц достигает ста. Значительность этой цифры возрастает, если сравнить с числом всех амфидиплоидов, полученных во всем мире. Если учитывать только разновидности 28-хромосомных видов пшеницы, с которыми получены амфидиплоиды от скрещивания с *Tr. Timopheevi*, то и тогда мы имеем амфидиплоиды *Tr. Timopheevi*, с 19 разновидностями *Tr. durum*, с шестью разновидностями *Tr. turgidum*, с тремя разновидностями *Tr. persicum*, с тремя разновидностями *Tr. polonicum* и одной разновидностью *Tr. orientale*. Всего с 32 разновидностями.

Краткая характеристика амфидиплоидов различных комбинаций. Наиболее многочисленной является группа 56-хромосомных амфидиплоидов от скрещивания *Tr. Timopheevi* с рядом 28-хромосомных видов: *Tr. durum*, *Tr. turgidum*, *Tr. persicum*, *Tr. polonicum*, *Tr. orientale*. К их описанию мы переходим в первую очередь.

Амфидиплоиды Tr. durum и Tr. Timopheevi. Окраска колоса варьирует в зависимости от разновидности твердой пшеницы, с которой получены амфидиплоиды. У нас имеются формы с белой, красноватой и черной окраской. Длина колоса 6—8 см: Есть остистые и безостые разновидности амфидиплоидов. В зависимости от разновидности твердых пшениц: остистость у пшениц — рецессивный признак. *Tr. Timopheevi* остистая, амфидиплоиды с остистыми разновидностями имеют ости, а с безостыми остей не имеют. У амфидиплоидов опушены колосковые чешуи, узлы и листья. Длина зубца варьирует от 1 до 5 мм. Длина колосковой чешуи от 8 до 11 мм. Амфидиплоиды иммунны к мучнистой росе и ржавчине. Число зерен в колосе у амфи-

диплоидов выше, чем у пшеницы *Timopheevi*, и ниже, чем у твердых пшениц. По признаку числа зерен в колосе амфидиплоиды варьируют. Встречаются колосья с 55 зернами на колос и три с лишним зерна на колосок. Последнее свидетельствует о возможности успешного отбора по этому признаку. Длина вегетационного периода у большинства амфидиплоидов промежуточная. Зерно крупное, по абсолютному весу превышает зерно обоих исходных видов. Зерно плотно заключено в колосковые чешуи и трудно вымолачивается. Колосковой стержень по ломкости занимает промежуточное положение — более ломкий, чем у твердых пшениц, и менее ломкий, чем у пшеницы *Timopheevi*.

Амфидиплоид Triticum persicum × *Triticum Timopheevi* отличается от других амфидиплоидов по некоторым мелким признакам. Эти различия обусловлены видовыми особенностями *Triticum persicum*. Нами получены амфидиплоиды *Triticum Timopheevi* со всеми тремя наиболее распространенными разновидностями *Triticum persicum*. Эти разновидности отличаются по окраске колоса, которая обнаруживается при созревании. Амфидиплоиды *Triticum persicum*, разновидности *stramineum* × *Triticum Timopheevi*, имеют белый колос. *Triticum persicum*, разновидности *rubiginosum* × *Triticum Timopheevi* — красный и *Triticum persicum*, разновидности *fuliginosum* × *Triticum Timopheevi* имеют черный колос. У всех этих амфидиплоидов сохраняется опушение длинными волосками от *Triticum Timopheevi* и опушение мелкими волосками листьев типа *Triticum persicum*. Это опушение мелкими волосками обеих поверхностей листа придает листу бархатистый вид.

Triticum persicum отличается от

других видов наличием ости на колосковой чешуе. У амфидиплоидов есть не развивается, но развивается длинный зубец, варьирующий по длине колоса от 1—2 мм в нижней части колоса и доходящий до 15—20 мм в верхней. Зерно стекловидное, длинное и недостаточно выполненное. Абсолютный вес тысячи зерен в разные годы и в разных комбинациях колеблется от 50 до 70 г. Колосковой стержень по признаку ломкости занимает промежуточное положение между исходными видами. Амфидиплоиды с *Triticum persicum* в условиях Москвы являются наиболее скороспелыми. Это объясняется тем, что *Triticum persicum* является наиболее скороспелым видом из всех 28-хромосомных видов. Иммунитет к мучнистой росе и видам ржавчины у этих амфидиплоидов выражен сильнее, чем у всех других.

Амфидиплоиды *Triticum turgidum* × *Triticum Timopheevi* получены с шестью разновидностями. В пределах каждой комбинации амфидиплоид варьирует менее, чем амфидиплоиды с *Triticum durum*. Эти амфидиплоиды в массе также опушены сильнее, так как у них сохраняется опушение типа *Triticum Timopheevi* и мелкое бархатистое опушение типа *turgidum*. Особенно сильно выражено опушение колосковых чешуй в амфидиплоидах *Triticum turgidum*, разновидность *rubroatrum* × *Triticum Timopheevi*. Этот амфидиплоид характеризуется высокой озерненностью колоса. В отдельных колосьях колоски имеют 3—4 зерна, и колос имеет квадратную форму, приближающуюся к форме колоса *Triticum turgidum*. Эти амфидиплоиды представляют значительный интерес для изучения наследования длины вегетационного периода. *Triticum Timopheevi* является яровой формой, а *Triticum turgidum*, разновидность

rubroatrum, — биологически озимой. Амфидиплоиды очень сильно варьируют по длине вегетационного периода, от типичных среднеспелых яровых до очень поздних яровых, выколашивающихся поздно и убираемых в зеленом виде или даже совсем не выколашивающихся при посеве их весной. При осеннем посеве нам удалось вывести типичную озимую форму, зимующую даже в московских условиях. В прошлом году эта комбинация была уже посеяна осенью сеялкой. В массе амфидиплоиды *Triticum Timopheevi* с различными разновидностями *Triticum turgidum* в пределах одной комбинации кажутся более однородными.

Амфидиплоиды *Triticum polonicum* × *Triticum Timopheevi* наиболее резко отличаются от всех других амфидиплоидов 56-хромосомного ряда формой и размерами колосковых чешуй. *Triticum polonicum* имеет длинные и травянистые колосковые чешуи. Колосковые чешуи у амфидиплоидов твердые, длинные и с выраженным зубцом. Длина зубца 2—3 мм, длина чешуи без зубца 10—17 мм. Зерно длинное, узкое и довольно хорошо выполненное. Длина зерна в массе достигает 10—11 мм, ширина — 3—3,5 мм, высота — 3—3,5 мм. Зародыш составляет несколько больше одной четверти длины зерна. Абсолютный вес тысячи зерен из урожая 1942 г. достигал 80 г. Среднее число зерен на колосок равно 2.

Амфидиплоиды *Triticum orientale* × *Triticum Timopheevi* отличаются от других амфидиплоидов формой и длиной колосковых чешуй. Длина колосковых чешуй у амфидиплоидов промежуточная. Зерно длинное, достигает 11—12 мм, ширина — 4 мм, высота — 4 мм. Зародыш составляет 1/4 длины зерна по спинной стороне. Абсолютный вес 1 000 зерен из урожая 1942 г.,

зубца. Выщепляются белоколосые и красноколосые формы с зубцом подвида *persicum*, с другой стороны — черноколосые формы с длинной зубца подвида *durum*. Гибриды подвида *turgidum*, разновидности *rubroatrum* с подвидом *polonicum* несут признаки обоих исходных родителей в первом поколении, а во втором поколении происходит перекрестное скрещивание признаков исходных 28-хромосомных видов. Подвид *turgidum* имеет короткую колосковую чешую (6—10 мм) и войлочное опушение на колосковых чешуях, а подвид *polonicum* имеет длинную чешую (10—17 мм) и без опушения. Во втором поколении появляются растения с войлочным опушением колосковых чешуй и длиной, превышающей длину подвида *polonicum*. Во втором поколении у гибридов подвида *turgidum*, разновидность *rubroatrum* с подвидом *persicum*, разновидности *rubiginosum*, получают растения, у которых имеется короткая колосковая чешуя типа *Triticum* и остистый отросток на колосковой чешуе от *Tr. persicum*. Таким образом, даже признак длины колосковой чешуи и длины остей на колосковой чешуе дает независимое перекрестное скрещивание. Теоретически все это понятно, так как хромосомные комплексы *Tr. durum*, *Tr. turgidum*, *Tr. persicum*, *Tr. polonicum* и *Tr. orientale* гомологичны, где хромосомы одного вида могут замещаться хромосомами другого. С другой стороны, различные новые сочетания генов могут получаться в результате кроссинговера между гомологичными хромосомами разных видов.

Таким образом, легкая скрещиваемость различных амфидиплоидных типов, полученных при гибридизации *Tr. Timopheevi* с 28-хромосомными пшеницами с гомологичными геномами, плодовитости гибридного потомства и широкое пере-

комбинирование комплекса видовых признаков, а также сходство всех новых 56-хромосомных типов по ряду морфологических признаков позволяют нам отнести все эти амфидиплоиды к одному ботаническому виду.

Отличительной биологической особенностью амфидиплоидных типов пшениц является их способность к перекрестному опылению. Виды пшениц являются строгими самоопылителями. Только в отдельные годы и некоторые сорта дают небольшие доли процента гибридов от перекрестного опыления. Большинство же наших амфидиплоидных пшениц ежегодно дает известный процент сложных межвидовых гибридов при выращивании их в питомнике с другими видами и сортами. По отдельным подвидам и разновидностям процент сложных гибридов бывает довольно высоким. Так, в 1942 г. одна семья подвида *persicum*, разновидности *fuliginosum*, росла рядом со стандартом Лютеценс 062 и недалеко от амфидиплоида *Triticum durum* × *Triticum monosocum*. В 1943 г. в потомстве этой семьи из 252 растений оказалось 187 материнских растений, 65 гибридных растений с *Triticum vulgare* и одно гибридное растение с амфидиплоидом *Triticum durum* × *Triticum monosocum*. Мы имеем гибриды между большинством наших амфидиплоидов и другими видами. Учитывая, что амфидиплоид объединяет два диплоидных набора хромосом, то гибрид амфидиплоида с *Triticum vulgare* является тригаплоидом, а гибриды двух амфидиплоидов являются тетраплоидами. Все эти сложные типы получены нами впервые, и нигде их больше нет и не было. Поэтому есть необходимость на них несколько остановиться. Мне представляется необходимым осветить два вопроса — о плодовитости тригаплоидных и

тетрагаплоидных гибридов пшениц и характере действия доминантных генов в этих сложных гибридах пшениц.

Гидриды 56-хромосомных амфидиплоидов с *vulgare* получены таких типов:

Triticum durum × *Tr. Timopheevi* × *Tr. vulgare*.

Tr. turgidum × *Tr. Timopheevi* × *Tr. vulgare*.

Tr. persicum × *Tr. Timopheevi* × *Tr. vulgare*.

Tr. polonicum × *Tr. Timopheevi* × *Tr. vulgare*.

Tr. orientale × *Tr. Timopheevi* × *Tr. vulgare*, все по 49 хромосом в соматических клетках.

Гибриды разных амфидиплоидов получены в следующих комбинациях:

(*Tr. persicum* × *Tr. Timopheevi*) × (*Tr. durum* × *Tr. monosocum*).

(*Tr. durum* × *Tr. vulgare*) × (*Tr. turgidum* × *Tr. Timopheevi*).

(*Tr. polonicum* × *Tr. durum*) × (*Tr. durum* × *Tr. Timopheevi*).

Мы приступили к скрещиванию амфидиплоида *Tr. vulgare* × *Tr. durum* с амфидиплоидом *Tr. vulgare* × *Tr. Timopheevi* со специальной целью расщепления геномов *Tr. Timopheevi*. Плодовитость всех 49-хромосомных гибридов чрезвычайно низкая. Она выражается 1—2 зернами на растении и единицами процента на колосок. Так, в гибриде (*Tr. polonicum* × *Tr. Timopheevi* × *Tr. vulgare*) на 11 колосьев со 188 колосками получено всего 3 зерна, или 0,01 зерна на колосок. Близкие к этим цифрам плодовитости обнаруживают и другие тригаплоидные и тетрагаплоидные гибриды. Гибрид двух амфидиплоидов (*Tr. persicum* × *Tr. Timopheevi*) × (*Tr. durum* × *Tr. monosocum*) не завязал ни одного зерна. В массе тригаплоидные гибриды приближаются по плодовитости

к амфигаплоидным типам с участием *Tr. Timopheevi*.

Такая низкая плодовитость тригаплоидных и тетрагаплоидных гибридов позволяет думать, что при удвоении чисел хромосом у этих тригаплоидных и тетрагаплоидных гибридов удастся повысить их плодовитость и создать еще более высокополиплоидные типы пшениц. Тригаплоидные гибриды пшениц по вегетативным признакам представляют мощные кустистые растения. Последнее, вероятно, объясняется не только появлением гетерозиса, но и тем, что они являются стерильными и долго остаются на стадии вегетативного роста.

Наиболее высокоплодовитыми являются тригаплоидные гибриды *Tr. turgidum* × *Tr. Timopheevi* × *Tr. vulgare*. В отдельных семьях этих гибридов плодовитость выражается цифрами 0,26, 0,57, 0,60, 0,70 зерна на колосок. Плодовитость озимых форм заметно выше, чем соответствующих комбинаций яровых. Формообразовательный процесс идет в направлении выпадения сбалансированных форм с повышенной плодовитостью. В следующем поколении тригаплоидных гибридов при неконтролированном опылении выпадают и амфидиплоидные формы. Встречаются также отдельные растения с комбинированием признаков исходных видов. Такие растения могут представить интерес для дальнейшей селекции. Работа по изучению тройных гибридов только разворачивается, и сейчас трудно привести более подробные материалы. Наши материалы по сложным гибридам трех и четырех видов пшениц позволяют высветить ряд сложных процессов о характере и силе действия в этих сложных генотипических комплексах отдельных доминантных генов, находящихся у отдельных видов. Укажу на несколько фактов.

Гибрид между амфидиплоидом *Tr. persicum* × *Tr. Timopheevi* и *Tr. vulgare* имеет черную окраску колоса, безостый колос и короткий зубец на колосковых чешуях. Ген черной окраски колоса доминирует над геном белой окраски колоса *Tr. Timopheevi*. В тригаплоидном гибриде *Tr. persicum* × *Tr. Timopheevi* × *Tr. vulgare* доминантным генам черной окраски колоса противостоит двойное количество рецессивных аллеломорфов, и тем не менее в степени окраски колоса нельзя обнаружить разницы. В гибридах двух амфидиплоидов (*Tr. persicum* × *Tr. Timopheevi*) × (*Tr. durum* × *Tr. Timopheevi*) генам черной окраски колоса противостоит уже тройное количество рецессивных аллеломорфов, и тем не менее доминантное действие не устраняется. В тетрагаплоидных гибридах двух амфидиплоидов (*Tr. persicum* × *Tr. Timopheevi*) × (*Tr. durum* × *Tr. monosocsum*) гены черной окраски колоса *Tr. persicum* также проявляют свое действие, хотя им противостоят рецессивные аллеломорфы трех других видов пшениц. В этих же гибридах чрезвычайно резко выступает признак остроугольной выемки между зубцами колосковой чешуи у *Tr. monosocsum*. Этот признак свойствен только *Tr. monosocsum*. Гены этого признака проявляют действие и тогда, когда они находятся в таком сложном генотипе, состоящем из 14 хромосом *Tr. persicum*, 14 хромосом *Tr. Timopheevi*, 14 хромосом *Tr. durum* и всего 7 хромосом *Tr. monosocsum*. Гены длинной колосковой чешуи *Tr. polonicum* доминируют в амфидиплоиде *Tr. polonicum* × *Tr. Timopheevi*, в тройном гибриде *Tr. polonicum* × *Tr. Timopheevi* × *Tr. vulgare*, в гибридах двух амфидиплоидов (*Tr. polonicum* × *Tr. Timopheevi*) × (*Tr. durum* × *Tr. Timopheevi*) × (*Tr. po-*

lonicum × *Tr. durum*) × (*Tr. durum* × *Tr. Timopheevi*) и всех других гибридов, где встречаются комбинации с участием *Tr. polonicum*.

«Войлочное» опушение *Tr. turgidum*, разновидности *rubroatrum*, обнаруживается как в амфидиплоидах с *Tr. Timopheevi*, так и в сложных гибридах двух амфидиплоидов, включающих три и четыре вида пшениц. Очевидный зубец амфидиплоидов *Tr. Timopheevi* с различными разновидностями *Tr. persicum* резко обнаруживается как в самих амфидиплоидах, так и в сложных межвидовых гибридах пшениц. А это свидетельствует о возможности эволюции пшениц только на основе трансгенезий.

Большинство наших амфидиплоидов получено от скрещивания видов пшениц с негомологичными геномами. Но у нас есть и амфидиплоиды от скрещивания видов с гомологичными геномами. Так, *Tr. polonicum* с *Tr. durum* дают нормально плодовитые гибриды в первом и последующих поколениях, у которых идет широкое расщепление с выпадением типов исходных видов и новых комбинаций. При удвоении числа хромосом у таких гибридов нами несколько лет назад получены 56-хромосомные типы, которые по своим биологическим свойствам приближаются к автотетраплоидам со всеми их недостатками в виде низкой плодовитости. Плодовитость их в первом поколении была равна всего 0,17 зерна на колосок, в то время как в контроле плодовитость выражалась 2,78 зерна на колосок. Эти амфидиплоиды еле-еле удалось сохранить. В последних поколениях плодовитость этого амфидиплоида возросла до 0,8—0,9 зерна на колосок.

Также низка плодовитость амфидиплоидов *Tr. vulgare* × *Tr. durum*. Эти амфидиплоиды получены нами

еще в 1940 г., но мы о них еще не сообщали полных данных, а ограничились только кратким указанием, что такие амфидиплоидные типы получены. Амфидиплоиды *Tr. vulgare* × *Tr. durum* ($2n=70$) получены в следующих гибридных комбинациях: *Tr. durum* (разновидности *melanopus falcata* 2111) × *Tr. vulgare* (разновидности Лютесценс 062); *Tr. durum* (разновидности *hordeiforme* с. Арнаутка) × *Tr. vulgare* (разновидности Лютесценс 062) и *Tr. vulgare* (разновидности *milturum* с. 553) × *Tr. durum* (разновидности *hordeiforme* с. Арнаутка). Во всех этих комбинациях было цитологически установлено наличие растений с 70 хромосомами в соматических клетках, т. е. суммы диплоидных чисел обоих видов пшениц. Плодовитость этих амфидиплоидов оказалась весьма низкой: в колосьях оказались только единичные зерна. К настоящему времени в чистом виде удалось сохранить только первые два амфидиплоида. Третий амфидиплоид без кастрации был опылен высокоплодовитым амфидиплоидом *Tr. vulgare* × *Tr. Timopheevi* ($2n=70$) и сохраняется в виде гибрида. По плодовитости первые два чистых амфидиплоида сильно варьируют, и в пятом поколении, выращенном в истекшем году, плодовитость выражалась по отдельным растениям такими цифрами: 0,5, 1,3, 1,4, 1,7, 1,8 и до 2,6 зерна на колосок. Наличие растений с довольно хорошо озерненными колосьями позволяет вести улучшающий отбор по этому признаку. У гибридов двух 70-хромосомных амфидиплоидов плодовитость в массе выше, хотя и у них заметно довольно сильное варьирование по озерненности колоса — от 1,6, 1,8 до 2,2 зерна на колосок.

Получение такого большого количества амфидиплоидных типов пше-

ниц ставит перед нами задачу дальнейшей работы с этими типами пшениц для решения ряда общетеоретических и практических задач. В настоящее время наша работа с амфидиплоидами проводится в следующих направлениях. 1. Селекция обычными методами — массовым и индивидуальным отбором. 2. Скрещивание различных 56-хромосомных типов между собой и отбор лучших сочетаний из гибридных популяций. 3. Скрещивание различных амфидиплоидов с негомологичными геномами с целью расщепления геномов *Tr. Timopheevi* и создания 42- и 56-хромосомных типов из гибридов от скрещивания различных 56-хромосомных и 70-хромосомных между собой.

В разработке проблемы полиплоидии культурных растений и получении аутополиплоидных и аллополиплоидных типов пшениц русским ученым принадлежит значительная роль. Почти по всем культурным растениям получены и описаны аутополиплоидные и аллополиплоидные типы нашими советскими учеными. И особенно выделяются работы русских авторов по роду *Triticum*. Пшеница скрещивается со следующими близкими к ней родами: *Aegilops*, *Secale*, *Haunaldia*, *Agropyrum*. Со всеми этими родами советскими учеными получены амфидиплоидные типы. Особенно следует отметить работы коллектива Саратовской селекционной станции, коллектива лабораторий генетики ВИРа, работы Краснодарской станции, Ставропольской и других опытных учреждений. Из авторов следует указать на работы Цицина, Хижняка, Сорокиной, Державина, Лебедева, Бреславец, Васильева, Навалихиной, Каспарян и др. Новыми являются и наши работы по амфидиплоидии в пределах рода *Triticum*.