

УДК: 581:633

Скрещиваемость и фертильность гибридов между формами пшеницы – носителями субгенома G и сортами мягкой и твёрдой пшеницы Е.В.Твердохлеб

Институт растениеводства имени В.Я.Юрьева УААН (Харьков, Украина)
etverd@meta.ua

Виды и формы – носители субгенома G трудно скрещиваются с сортом мягкой пшеницы Героиня и твёрдой – Спадщина. Успех скрещиваний выше, когда материнской формой являются формы – носители субгенома G. Показатели завязываемости в первичных скрещиваниях значительно выше, чем при беккроссах. Добавление к базовому геному *T. timopheevii* дополнительных геномов A^b , *D* и *U* в целом уменьшает завязываемость. Однако зерновки, полученные при беккроссах, имеют хорошую всхожесть, за исключением реципрокных комбинаций *T. militinae* × Героиня. Скрещивания сортов мягкой и твёрдой пшеницы с октаплоидными формами *T. x fungicidum* и *T. x flaksbergeri* не дали положительных результатов. Гибридные растения F₁ в большинстве изученных комбинаций стерильны. Формы с высокой плодovitостью получены в комбинациях с участием *T. x miguschovae* и амфидиплоида Е.Г.Жирова.

Ключевые слова: пшеница, *Triticum timopheevii*, амфидиплоиды, геномы, отдалённая гибридизация, скрещиваемость, фертильность.

Схрещуваність та фертильність гібридів між формами пшениці – носіями субгеному G та сортами м'якої та твердої пшениць О.В.Твердохліб

Види та форми – носії субгеному G важко схрещуються з сортами м'якої пшениці Героїня та твердої – Спадщина. Успіх схрещувань кращий, коли материнською формою є носії субгеному G. Показники зав'язуваності в первинних схрещуваннях значно більші, ніж при бекроссах. Додавання до базового геному *T. timopheevii* додаткових геномів A^b , *D* та *U* в цілому зменшує зав'язуваність. Однак зернівки, отримані при бекроссах, мають добру схожість, за виключенням реципрокних комбінацій *T. militinae* × Героїня. Схрещування м'якої та твердої пшениць з октаплоїдними формами *T. x fungicidum* і *T. x flaksbergeri* не дали позитивних результатів. Гібридні рослини F₁, в більшості вивчених комбінаціях стерильні. Форми з високою плодючістю отримані в комбінаціях за участі *T. x miguschovae* і амфідиплоїда Е.Г.Жирова.

Ключові слова: пшениця, *Triticum timopheevii*, амфідиплоїди, геноми, віддалена гібридизація, схрещуваність, фертильність.

Crossability and fertility of hybrids between wheat forms carrying subgenome G and varieties of bread and durum wheat E.V.Tverdokhle

Species and forms – carriers of G subgenome are difficult to hybridize with the varieties of bread wheat Heroinya and durum wheat Spadshchyna. The success of crosses is better, when the maternal form is a carrier of G subgenome. The seed set in the initial crosses is significantly higher than in backcrosses. Addition to the basal genome *T. timopheevii* of the additional genomes A^b , *D*, and *U* generally decreases the seed set. However grains obtained by backcrosses have good germination, except for the reciprocal combinations *T. militinae* × Heroinya. Crossings of bread and durum wheat varieties with octoploid forms *T. x fungicidum* and *T. x flaksbergeri* have not yielded positive results. Hybrid plants F₁ in the majority of the studied combinations are sterile. Forms with high fertility were obtained in combinations with the participation of *T. x miguschovae* and amphidiploid of E.G.Zhirov.

Key words: wheat, *Triticum timopheevii*, amphidiploids, genomes, wide hybridization, crossability, fertility.

Введение

Пшеница Тимофеева (*Triticum timopheevii* Zhuk.) широко используется в селекционных программах, как генетический источник иммунитета к болезням, высокого содержания белка в зерне, устойчивости к избыточному увлажнению и других полезных свойств. Такие качества *T. timopheevii* в значительной степени обусловлены присутствием в его геноме субгенома G, происходящего, предположительно, от *Aegilops speltoides* Tausch, у которого он обозначается как S (Kihara, 1963). Этот вид эгилопса, как считает большинство исследователей, явился и донором цитоплазмы *T. timopheevii*, использованной в своё время как фактор ЦМС в селекции гибридной пшеницы. Кроме *T. timopheevii* субгеном G и соответствующую цитоплазму несут естественные виды – дикий *T.*

araraticum Jakubz. и культурные *T. militinae* Zhuk et Migusch. и *T. zhukovskyi* Menabde et Eritzjan (Panayotov, Gotsov, 1976).

Однако передача ценных генов от этих форм мягкой и твердой пшенице затруднена генетической несовместимостью, которая проявляется в плохой скрещиваемости, низкой жизнеспособности гибридных растений, стерильности первого и последующих поколений. В качестве одного из путей облегчения переноса генов предполагалось создание на основе *T. timopheevii* искусственных амфидиплоидов и интрогрессивных форм, которые обладают также ценными признаками, контролируемые другими субгеномами (Цитогенетика пшеницы ..., 1971; Генетика культурных растений ..., 1986). Предполагалось, что они могут послужить «мостиками» для переноса ценных генов. Однако и этот путь не дал кардинального решения проблемы, о чем свидетельствует очень малое количество сортов мягкой и твердой пшеницы, созданных с использованием носителей субгенома G.

Определенный успех достигнут при использовании *T. x miguschovae* – амфидиплоида *T. militinae* x *Ae. tauschii* Coss, с участием которого созданы сорта озимой мягкой пшеницы Ростислав, Восторг, Жировка, Фишт, Евгения.

В литературе достаточно освещён вопрос скрещиваемости *T. timopheevii* с мягкой и твёрдой пшеницами. Вместе с тем мало данных о скрещиваемости искусственных амфидиплоидов, созданных на основе *T. timopheevii*, с мягкой и твёрдой пшеницами и о плодовитости последующих поколений. В связи с этим целью нашей работы было установить способность полиплоидных форм – носителей субгенома G продуцировать фертильное потомство при гибридизации с сортами мягкой и твёрдой пшениц. Иными словами, ставилась цель оценить, как добавление различных субгеномов к геному *T. timopheevii* повлияло на возможность осуществлять интрогрессивную гибридизацию с сортами мягкой и твёрдой пшениц.

Материалы и методы

Материалом для исследований были представители подрода *Boeoticum* из коллекции Национального банка генетических ресурсов растений Украины: *T. timopheevii* (IR00158, Грузия) – базовый вид, геномная формула A^bA^bGG , $2n=28$; *T. x timococcum* (UA0500025, Болгария, $A^bA^bA^mA^mGG$; $2n=42$); формы из Японии, Университета г. Киото: *T. x kiharae* (UA0500014, A^bA^bGGDD , $2n=42$) и амфидиплоид АД-217 (UA0500017, A^bA^bGGUU , $2n=42$); *T. x fungicidum* (UA0500020, $A^bA^bA^uA^uBBGG$, $2n=56$); *T. militinae* (UA0300257, $A^bA^bG^mG^m$, $2n=28$), *T. x miguschovae* (UA0500015) и амфидиплоид Е.Г.Жирова (UA0500016, геномная формула $A^bA^bG^mG^mDD$, $2n=42$); *T. x flaksbergeri* (UA0500056, $A^bA^bA^uA^uBBG^mG^m$, $2n=56$); представители видов и сортов подрода *Triticum*: *T. aestivum* (A^uA^uBBDD , $2n=42$), сорт Героиня (UA0105703), и *T. durum* (A^uA^uBB , $2n=28$), сорт Спадщина (UA0201075). Образцы подрода *Boeoticum* получены из Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства им. Н.И.Вавилова, Россия. Сорта мягкой и твёрдой пшеницы предоставлены оригинаторами – лабораторией селекции яровой пшеницы Института растениеводства им. В.Я.Юрьева УААН, Украина.

Нами были проведены прямые, обратные скрещивания и беккроссы. Беккроссы проводили сортами мягкой и твёрдой пшениц селекции Института им. В.Я.Юрьева: Героиня и Спадщина соответственно.

Гибридизацию проводили согласно общепринятой методике (Коновалов и др., 1987). Выбирали хорошо развитые колосья материнской формы, только что вышедшие из влагалища листа, с ещё зелёными пыльниками и нераспушившимся рыльцами. Удаляли верхние, хуже развитые колоски, перерезая колосовой стержень ножницами, а затем нижние колоски, обламывая их пинцетом. Оставляли колоски в средней части колоса: в зависимости от его размера – от 6 до 12 колосков. В этих колосках пинцетом вырывали верхние цветки, оставляя только наиболее развитый первый и второй цветки. Цветковые чешуи подрезали на 1/3, при этом удалялись и ости. Затем из цветков удалялись и пыльники. Закончив кастрацию, колос изолировали. На изоляторе отмечали название материнской формы и дату кастрации.

Опыление проводили, когда рыльца распушились и готовы к прорастанию пыльцы. При опылении использовали методы принудительный и «твелл». При принудительном опылении собирали пинцетом в пергаментный пакет пыльники из колосьев отцовского сорта, у которых начали цвести единичные цветки, или находящихся накануне цветения. Снимали изолятор с колосьев материнской формы и проводили опыление, захватывая пинцетом из пакета пыльник и вкладывая его в кастрированный цветок. Закончив опыление, вновь надевали изолятор и отмечали дату опыления и название отцовской формы на изоляторе.

При опылении методом «твелл» чешуи при подготовке материнского колоса к кастрации коротко подрезали. В колосе отцовской формы, у которого уже раскрылись один-два цветка, обламывали колосковые и наружные цветковые чешуи. Раскрывая изолятор в верхней части, не

снимая его с колоса, вводили зацветший колос и вращали его над колосом материнской формы так, чтобы осыпать его пылью. Изолятор подписывали, как было сказано выше. По каждой комбинации кастрировали, в зависимости от размера колоса, 10–15 колосьев, 100–115 цветков по каждой комбинации.

При последующем изложении прямыми скрещиваниями мы называем комбинации, где материнской формой выступают виды – носители субгенома G, а обратными (реципрокные) – скрещивания, где в качестве материнской формы выступают современные сорта мягкой или твёрдой пшеницы.

Так как изучаемые виды и формы – носители субгенома G колосятся и созревают значительно позже стандартов, сорта мягкой и твёрдой пшениц были высеяны в три срока с промежутком 10 дней.

Условия выращивания растений и погодные условия в период скрещиваний были в целом благоприятными. Вместе с тем, в периоды цветения образцов более поздних по срокам колошения и созревания, а также деленок второго и третьего сроков посева метеорологические условия были менее благоприятными, что отрицательно повлияло на показатели скрещиваемости и всхожести гибридных зерновок в ряде комбинаций. В этом случае для характеристики потенциальной скрещиваемости и всхожести гибридных зерновок принимали во внимание показатель, полученный в более благоприятном году, т.е. более высокий.

Математическую обработку результатов опытов проводили методом дисперсионного анализа (Лакин, 1973). Существенность различий оценивали, сравнивая их с наименее существенной разностью (НСР).

Результаты и обсуждение

Мы условно разделили виды и формы носители субгенома G на две группы: 1) группа Тимофееви, в которую вошли *T. timopheevii*, *T. x timococcum*, *T. x kiharae*, Амфидиплоид-217 (*T. timopheevii* – *Ae. umbellulata*), *T. x fungicidum*; и 2) группа Милитине, включающая *T. militinae*, *T. x miguschovae*, амфидиплоид Е.Г.Жирова и *T. x flaksbergeri*.

Группа Тимофееви

В оба года изучения одинаково высокий уровень завязываемости гибридных зерен показали комбинации: прямая *T. x timococcum* с *T. durum* Спадщина; прямая и обратная *T. x kiharae* с сортом Спадщина; средний уровень – прямая комбинация *T. x kiharae* с *T. aestivum* Героиня; низкий уровень – прямая комбинация *T. x fungicidum* с *T. aestivum* и обратная *T. durum* с *T. x timococcum*. В остальных комбинациях показатели завязываемости по годам различались.

При прямом скрещивании тетраплоидной пшеницы *T. timopheevii* (A^bG) с гексаплоидной мягкой Героиня (A^uBD) и тетраплоидной твёрдой Спадщина (A^uV) в 2006 году завязываемость составила свыше 50,0%. Полевая всхожесть гибридных зерновок 2007 г. в комбинациях с твёрдой пшеницей очень высокая – 95,0%, с мягкой низкая – 2,5%. В комбинации Спадщина x *T. timopheevii* завязываемость в оба года была на 65% ниже, чем в реципрокной; всхожесть в 2008 г. почти вдвое (52,9%), а в 2007 г. на 75% ниже. Гибридные зерновки, завязавшиеся при неблагоприятных условиях 2007 г., не дали всходов.

При скрещивании гексаплоидной формы *T. x timococcum* (A^bA^bG) с тетраплоидной Спадщина (A^uV) завязываемость гибридных зерновок в оба года была практически одинаковой и несущественно ниже, чем в комбинации *T. timopheevii* x Спадщина, всхожесть же была высокой – около 90%. В обратной комбинации лишь в 2007 г. завязались единичные зерна, оказавшиеся на 66,7% всхожими (табл. 1). Следовательно, при сравнении реципрокных скрещиваний *T. x timococcum* с сортом Спадщина проявляется общая закономерность для гибридизации разнохромосомных форм: если форма с большим числом хромосом берется в качестве материнского родителя, а с меньшим – отцовского, то завязываемость будет ниже, а всхожесть выше, чем в реципрокной комбинации (Карпеченко, 1937). С другой стороны, добавление к геному *T. timopheevii* дополнительного генома A^b обусловило небольшое снижение завязываемости и всхожести гибридных зерновок в прямой комбинации скрещиваний с твёрдой пшеницей; значительное снижение завязываемости и небольшое повышение всхожести в обратной комбинации.

В прямой комбинации гексаплоидной формы *T. x kiharae* (A^bGD) с мягкой пшеницей завязываемость даже в более благоприятном 2006 г. оказалась существенно – на 82% ниже, чем при скрещивании с твёрдой. То же относится к всхожести (при сравнении высших показателей по годам): в комбинации с мягкой пшеницей (55,3%) она значительно ниже, чем с твёрдой (91,4%).

Из данных табл. 1 следует, что добавление субгенома D к геному *T. timopheevii* привело к достоверному ухудшению скрещиваемости с мягкой пшеницей, несмотря на сближение обеих родительских форм по уровню пloidности и появление гомологичного субгенома. В то же время, это изменение в структуре генома ещё меньше повлияло на завязываемость и всхожесть гибридных зерновок в прямых скрещиваниях с твёрдой пшеницей.

Напротив, АД-217, не имеющий общих субгеномов ни с мягкой, ни с твердой пшеницами, при скрещивании с сортом Героиня показывает завязываемость существенно более высокую, чем все другие изученные формы, – 59,0%, и на 53% превышает *T. x kiharae*. При скрещивании АД-217 с твердой пшеницей Спадщина завязываемость (48,8%) на 17% ниже, чем с мягкой. По всхожести гибридных зерен соотношение обратное: у гибридов с мягкой пшеницей она несколько ниже, чем с твердой, – соответственно 40,0% и 50,0%. Реципрокные скрещивания, в которых мягкая и твердая пшеницы – материнские родители, оказываются менее успешными, чем прямые, и картина завязываемости и всхожести прямо противоположная: с твердой пшеницей завязывается больше зерновок, чем с мягкой.

Таблица 1.

Завязываемость, всхожесть и фертильность в группе Тимофееви

Родительские формы				Гибридные зерновки				Пл. *, %
♀		♂		завязываемость, %		всхожесть, %		
название	геном	название	геном	2006 г.	2007 г.	2007 г.	2008 г.	
<i>T. timopheevii</i>	A^bG	Героиня	A^uBD	55,7	8,3	2,5	-	0
<i>T. timopheevii</i>	A^bG	Спадщина	A^uB	56,6	6,0	95,2	-	0
<i>T. x timococcum</i>	A^bA^bG	Спадщина	A^uB	45,0	43,3	89,0	90,9	0
<i>T. x kiharae</i>	A^bGD	Героиня	A^uBD	27,8	19,4	55,3	33,3	1,0
<i>T. x kiharae</i>	A^bGD	Спадщина	A^uB	50,5	50,3	56,8	91,4	1,2
АД-217	A^bGU	Героиня	A^uBD	59,0	24,6	17,1	40,0	0
АД-217	A^bGU	Спадщина	A^uB	25,7	48,8	50,0	40,0	0
<i>T. x fungicidum</i>	A^uA^bBG	Героиня	A^uBD	2,5	0,5	50,0	-	0
Героиня	A^uBD	АД-217	A^bDU	12,3	21,0	40,0	43,8	0
Спадщина	A^uB	АД-217	A^bDU	33,1	12,2	38,2	33,3	0
Спадщина	A^uB	<i>T. timopheevii</i>	A^bG	19,6	22,8	24,1	52,9	0
Спадщина	A^uB	<i>T. x timococcum</i>	A^bA^bG	-	1,1	-	66,7	0
НСР _{0,5}				11,2	11,7			

Примечание: Пл. * – плодовитость колосьев F_1 при свободном опылении, %.

Группа Милитине

Авторы вида *T. militinae* считали его спонтанным мутантом из *T. timopheevii* (Дорофеев и др., 1979). Вместе с тем, Н.А.Наврузбеков привел убедительные доводы в пользу предположения, что это продукт интрогрессивной гибридизации двух видов: *T. timopheevii* и *T. persicum*. Следовательно, геном *T. militinae* правильнее выражать так: $A^b/A^uG/B$ (Наврузбеков, 1979). Таким образом, этот вид находится в более тесном, чем *T. timopheevii*, родстве с видами подрода *Triticum*, а, следовательно, с мягкой и твердой пшеницами.

По результатам наших опытов (табл. 2), почти во всех осуществленных комбинациях скрещиваний, за исключением тех, где участвует *T. x flaksbergeri*, в оба года исследований получены практически одинаковые показатели завязываемости и довольно близкие – всхожести гибридных зерновок.

T. militinae в прямой комбинации с мягкой пшеницей Героиня имеет средний показатель завязываемости – около 25%, а в реципрокной близкий к нулю. Полученные в обеих комбинациях гибридные зерновки не дали всходов. Следовательно, *T. militinae* генетически несовместима с мягкой пшеницей Героиня. При скрещивании с твердой пшеницей, где уровень пloidности родительских форм одинаков, показатель завязываемости в обратной комбинации был невысоким (в 2006 и 2007 гг. соответственно 15,8% и 17,5%), но на 39–54 % больше в сравнении с прямой комбинацией. Всхожесть зерновок также значительно выше в обратной комбинации. Таким образом, *T. militinae* частично совместима с твердой пшеницей Спадщина.

У *T. x miguschovae*, который является продуктом добавления к базовому геному *T. militinae* дополнительного субгенома *D*, показатели завязываемости и всхожести в прямых комбинациях как с мягкой, так и с твердой пшеницами значительно возросли и были почти одинаковыми – на уровне 40–43 %. Однако в обратной комбинации с мягкой пшеницей Героиня гибридных зерновок не получено. В

обратной комбинации с твердой пшеницей завязываемость возросла на 46% по сравнению с *T. militinae*, и уровень всхожести также высокий – свыше 70%.

Скрещивания с гексаплоидным амфидиплоидом Е.Г.Жирова ($A^b/A^uG/BD$), который является аналогом *T. x miguschovae*, проводили в одном направлении (эта форма использована в качестве материнского родителя). Завязываемость в комбинации с мягкой пшеницей на 60% больше в сравнении с твердой, всхожесть также более высокая. По сравнению с *T. x miguschovae*, у АД Е.Г.Жирова увеличилась скрещиваемость с мягкой пшеницей и значительно, на 52–51%, уменьшилась – в сравнении с твердой.

Таким образом, в целом добавление к геному *T. militinae* субгенома *D* значительно увеличило завязываемость и всхожесть гибридных зерновок в комбинациях с мягкой и твердой пшеницами, по крайней мере, в одном из направлений скрещиваний. В прямых скрещиваниях с мягкой пшеницей это может быть связано с полной или частичной гомологией субгеномов *B* обоих родителей, однако в обратной комбинации Героиня \times *T. x miguschovae* это не наблюдается, возможно, из-за влияния цитоплазмы.

Скрещивания сортов мягкой и твердой пшеницы с октаплоидными формами *T. x fungicidum* и *T. x flaksbergeri* не дали положительных результатов. В комбинации *T. x fungicidum \times Героиня завязываемость и всхожесть зерновок низкие (2,5% и 0,5%), а в комбинации *T. x flaksbergeri \times Героиня всходы не получены.**

Таблица 2.

Завязываемость, всхожесть и фертильность в группе Милитине

Родительские формы				Гибридные зерновки				Пл.*, %
♀		♂		завязываемость, %		всхожесть, %		
название	геном	название	геном	2006 г.	2007 г.	2007 г.	2008 г.	
<i>T. militinae</i>	$A^b/A^uG/B$	Героиня	A^uBD	25,1	24,6	0	0	0
Героиня	A^uBD	<i>T. militinae</i>	$A^b/A^uG/B$	0,6	0,3	0	0	0
Спадщина	A^uB	<i>T. militinae</i>	$A^b/A^uG/B$	15,8	17,5	50,0	81,3	0
<i>T. militinae</i>	$A^b/A^uG/B$	Спадщина	A^uB	9,7	8,0	14,3	25,0	0
<i>T. x miguschovae</i>	$A^b/A^uG/B D$	Героиня	A^uBD	42,8	39,6	90,3	100,0	2,0
Героиня	$AuBD$	<i>T. x miguschovae</i>	$A^b/A^uG/B D$	0	0	-	-	0
Спадщина	A^uB	<i>T. x miguschovae</i>	$A^b/A^uG/B D$	29,5	32,1	73,0	78,1	1,0
<i>T. x miguschovae</i>	$A^b/A^uG/B D$	Спадщина	A^uB	42,8	43,2	91,8	92,6	3,0
АД Е.Г.Жирова	$A^b/A^uG/B D$	Героиня	A^uBD	51,3	52,0	97,5	92,0	2,0
АД Е.Г.Жирова	$A^b/A^uG/B D$	Спадщина	A^uB	20,4	21,0	25,0	85,7	1,0
<i>T. x flaksbergeri</i>	A^b/A^u $A^b/A^uG/B D$	Героиня	A^uBD	15,6	-	0	-	0
НСР _{0,5}				10,8	9,9			

Примечание: Пл.* – плодовитость колосьев F_1 при свободном опылении, %.

Плодовитость гибридных растений

У растений F_1 всех комбинаций пыльники, как правило, были стерильными: они имели стреловидную форму и не вскрывались при цветении. Лишь в единичных цветках у гибридов с участием *T. x miguschovae*, АД Е.Г.Жирова и *T. x kiharae* наблюдали фертильные пыльники. Первичное (лодикулярное) цветение гибридных растений открытое. Поскольку при этом опыление, как правило, не происходило, имело место вторичное цветение. В результате при свободном опылении фертильность составляла 1–3% в комбинациях с гексаплоидными амфидиплоидами, несущими геном *D*, – *T. x miguschovae*, АД Е.Г.Жирова и *T. x kiharae*, с одной стороны, и мягкой и твердой пшеницами, с другой стороны. Из литературных источников известно, что эта стерильность обусловлена несбалансированностью геномов в гаметах растений F_1 (Цитогенетика пшеницы ..., 1971; Генетика культурных растений ..., 1986).

Учитывая основную цель работы – получение плодовых интрогрессивных форм, проводили оценку завязываемости зерновок при возвратных скрещиваниях в поколениях F₁ и Fb₁.

При беккроссах F₁ мягкой пшеницей показатели завязываемости высокие в комбинациях, где в первичных скрещиваниях в качестве материнской формы выступает мягкая пшеница. Возможно, высокие показатели завязываемости в комбинациях с *T. x miguschovae* и АД Е.Г.Жирова – соответственно 34,8% и 21,4% – связаны с тем, что у этих форм общий с мягкой пшеницей субгеном D и, следовательно, частичная гомология геномов (Гончаров, 2002). Низкий показатель завязываемости при беккроссах гибридов форм группы Тимофееви с мягкой пшеницей (табл. 3), очевидно, обусловлен негомологичностью хромосом. Всхожесть завязавшихся зерновок высокая – от 80% до 96%, за исключением комбинаций с АД-217 (прямые и обратные): 25,0% и 18,2%.

Таблица 3.

Завязываемость зерновок у гибридных растений при беккроссах

♀	♂	F ₁			Fb ₁	
		завязываемость, %	фертильность при свободном опылении, %	всхожесть, %	завязываемость, %	фертильность при свободном опылении, %
<i>T. timopheevii</i> x Героиня	Героиня	13,3	-	80,0	11,2	-
<i>T. x timosocsum</i> x Героиня	Героиня	16,0	-	90,0	14,0	-
<i>T. x kiharae</i> x Героиня	Героиня	8,4	-	92,0	45,2	-
АД-217 x Героиня	Героиня	6,2	-	25,0	3,2	-
Героиня x АД-217	Героиня	45,8	-	18,2	5,3	-
<i>T. x miguschovae</i> x Героиня	Героиня	34,8	22,0	96,0	21,7	18,3
АД Е.Г. Жирова x Героиня	Героиня	21,4	39,0	95,0	47,1	21,0
<i>T. timopheevii</i> x Спадщина	Спадщина	7,9	-	80,0	22,2	-
<i>T. x kiharae</i> x Спадщина	Спадщина	4,0	-	40,0	-	-
<i>T. x timosocsum</i> x Спадщина	Спадщина	5,8	-	85,0	6,5	-
Спадщина x <i>T. timopheevii</i>	Спадщина	2,2	-	80,0	6,6	-
Спадщина x <i>T. militinae</i>	Спадщина	6,8	-	30,0	-	-
Спадщина x <i>T. x miguschovae</i>	Спадщина	25,0	74,0	90,0	30,0	67,0

Завязываемость зерновок у растений F₁ при беккроссе с твёрдой пшеницей значительно меньше в сравнении с мягкой. Очевидно, у твёрдой пшеницы Спадщина еще меньшая совместимость с видами подрода *Voeticum*: при прямых скрещиваниях (АД-217 x Спадщина) x Спадщина – 0%, *T. timopheevii* x Спадщина – 7,9%; при обратных от 25% у гибрида (Спадщина x *T. miguschovae*) x Спадщина до 2,2% в комбинации (Спадщина x *T. timopheevii*) x Спадщина. Однако завязавшиеся зерновки имеют высокую всхожесть, исключение (*T. x kiharae* x Спадщина) x Спадщина – 40,0%.

Пыльники растений Fb₁ у комбинаций с участием *T. x miguschovae* и АД Е.Г.Жирова частично фертильные. При свободном опылении, в сравнении с беккроссами, показатели завязываемости в скрещивании, где гибрид с *T. x miguschovae* является материнской формой, уменьшились на 37% при опылении мягкой пшеницей и на 66% увеличились при опылении твёрдой, а у гибридов с участием АД Е.Г.Жирова увеличились на 45%.

При опылении пшеничным родителем растений Fb₁ закономерность повторяется: наибольшая завязываемость в комбинациях с участием амфидиплоидов, содержащих геном D: [(*T. x miguschovae*

х Героиня) х Героиня] х Героиня – 21,7%, [(АД Е.Г.Жирова х Героиня) х Героиня] х Героиня – 47,1% и [(*T. x kiharae* х Героиня) х Героиня] х Героиня – 45,2%. В других комбинациях завязываемость составляла от 3,2% [(АД-217 х Героиня) х Героиня] х Героиня до 14,0% [(*T. x timosocsum* х Героиня) х Героиня] х Героиня. Низкий показатель завязываемости сохраняется при повторных беккроссах в комбинациях с участием *T. x timosocsum* и АД-217 (прямые комбинации), что, вероятно, связано с высоким уровнем несбалансированности хромосом в женских гаметах. В комбинациях с участием *T. x kiharae* показатель завязываемости возрастает на 81%, а с АД Е.Г.Жирова – на 55%. У комбинации (Героиня х АД-217) х Героиня завязываемость снижается на 88%.

Лучшие показатели завязываемости получены при беккроссах твёрдой пшеницей в комбинации [(Спадщина х *T. x miguschovae*) х Спадщина] х Спадщина – 30,0%, завязываемость в других комбинациях составляла от 0% – [(АД-217 х Спадщина) х Спадщина] х Спадщина и [(*T. x miguschovae* х Спадщина) х Спадщина] х Спадщина до 22,2% – [(*T. timopheevii* х Спадщина) х Спадщина] х Спадщина. Лишь в комбинации [(*T. timopheevii* х Спадщина) х Спадщина] х Спадщина значительно, на 65%, возрос показатель завязываемости, в других комбинациях он увеличился, но незначительно. В комбинациях (*T. x kiharae* х Спадщина) х Спадщина и (Спадщина х *T. militinae*) х Спадщина беккроссы не проводили, так как у растений депрессивный характер развития (низкие всхожесть и жизнеспособность, замедленное развитие и т.д.). При свободном опылении показатели завязываемости незначительно снижаются. Вероятно, имеет место женская стерильность, так как во время цветения гибридных растений в воздухе достаточное количество фертильной пыльцы.

Формы с высокой плодовитостью получены в F₂–F₃ гибридов форм группы Милитине с сортами мягкой и твёрдой пшеницы (табл. 4). По комбинациям этой группы проанализировано 128 растений, 19 из которых оказались стерильными. В F₂ (Спадщина х *T. x miguschovae*) х Спадщина и F₃ Героиня х АД Жирова выделены формы с высоким индексом озёрнённости – 2 и 2,5 зерновки на колосок, а также со 100%-ной озёрнёностью. Довольно высокую плодовитость имеет F₃ Спадщина х *T. x miguschovae*: индекс озёрнённости 2,1, фертильность – 85,7%, тогда как индекс озёрнённости у родительских форм Героиня и Спадщина – 2,7, а *T. x miguschovae* и АД Е.Г.Жирова – 1,2 и 1,3.

Таблица 4.

Характеристика гибридов ранних поколений и беккроссов по плодовитости

Комбинация	Индекс озёрнённости, зерновок на 1 колосок	% растений с индексом озёрнённости 1 и более
F ₂ (АД Е.Г.Жирова х Героиня) х Героиня	0,3	0
F ₂ (Спадщина х <i>T. x miguschovae</i>) х Спадщина	2,0	100
F ₂ Fb ₁ <i>T. x miguschovae</i> х Героиня	0,4	30,0
F ₂ Fb ₁ (<i>T. x miguschovae</i> х Спадщина) х Спадщина	0,3	0
F ₃ Спадщина х <i>T. x miguschovae</i>	2,1	85,7
F ₃ Героиня х АД Е.Г.Жирова	2,5	100
F ₃ <i>T. x miguschovae</i> х Героиня	0,3	12,5
F ₃ АД Е.Г.Жирова х Героиня	0,9	47,4
HCP _{0.5}	0,04	

Таким образом, интрогрессию генов из субгенома G в геномы мягкой и твёрдой пшеницы с наибольшей вероятностью можно осуществить, используя амфидиплоиды *T. x miguschovae*, АД Е.Г.Жирова и *T. x kiharae*.

Выводы

Виды и формы – носители субгенома G трудно скрещиваются с сортом мягкой пшеницы Героиня и твёрдой – Спадщина. Успех скрещиваний выше, когда материнской формой являются формы – носители субгенома G.

Показатели завязываемости в первичных скрещиваниях значительно выше, чем при беккроссах. Добавление к базовому геному *T. timopheevii* дополнительных геномов A^b, D и U в целом уменьшает завязываемость. Однако зерновки, полученные при беккроссах, имеют хорошую всхожесть, за исключением рецiproкных комбинаций *T. militinae* х Героиня.

Скрещивания сортов мягкой и твёрдой пшеницы с октаплоидными формами *T. x fungicidum* и *T. x flaksbergeri* не дали положительных результатов.

Гибридные растения F_1 в большинстве изученных комбинаций стерильны, лишь в комбинациях с участием *T. x miguschovae*, АД Е.Г.Жирова и *T. x kiharae* при свободном опылении завязывается 1–3 % зерновок, которые дают плодовые растения.

При бекроссах растений F_1 наибольшая завязываемость получена в комбинации (Спадщина x *T. x miguschovae*) x Спадщина – 74%; в потомстве плодовитость снижается. При бекроссах в комбинации (*T. x miguschovae* x Героиня) x Героиня завязываемость уменьшается, тогда как в комбинациях (Спадщина x *T. x miguschovae*) x Спадщина и (АД Е.Г.Жирова x Героиня) x Героиня увеличивается.

В потомстве свободного опыления гибридных растений с участием *T. x kiharae* зерновки не получены. При беккроссировании показатель завязываемости увеличивается на 81%.

Для осуществления интрогрессии генов из субгенома G в геномы мягкой и твёрдой пшеницы целесообразно использовать амфидиплоиды *T. x miguschovae*, АД Е.Г.Жирова и *T. x kiharae*.

Список литературы

- Генетика культурных растений: Зерновые культуры / Под ред. В.Д.Кобылянского и Т.С.Фадеевой. – Л.: Агропромиздат, 1986. – 264с.
- Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. – Новосибирск: Сибирское университетское издательство, 2002. – 252с.
- Дорофеев В. Ф., Филатенко А. А., Мигушова Э. Ф. и др. Культурная флора СССР. – Л.: Колос, 1979. – Т.1. – 347с.
- Карпеченко Г.Д. Увеличение скрещиваемости вида путём увеличения числа хромосом // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. – Л., 1937. – Т.2, вып.6. – С. 73–79.
- Коновалов Ю.Б., Березкин А.Н., Долгодворова Л. И. и др. Практикум по селекции и семеноводству полевых культур. – М.: Агропромиздат, 1987. – 367с.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1973. – 343с.
- Наврузбеков Н.А. Наследование прочности колосового стержня и вымолачиваемости при межвидовой гибридизации пшеницы. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук / 03.00.15. – Л., 1979. – 24с.
- Цитогенетика пшеницы и ее гибридов / Под ред. П.М.Жуковского, В.В.Хвостова. – М.: Наука, 1971. – 286с.
- Kihara H. Interspecific relationship in Triticum and Aegilops // Seiken Ziho. – 1963. – Vol.15. – P. 1–12.
- Panayotov J., Gotsov T. Interactions between Ae. cytoplasms and Triticum genomes and evolution of Aegilops // Cereal Research Communications. – 1976. – Vol.4, №3. – P. 297–306.

Представлено: В.М.Поповим

Рекомендовано до друку: В.Ю.Страшнюком

© О.В.Твердохліб, 2009