

УДК 633.11:631.527.5

Л.П. Григорьева

**Формообразовательный процесс
в первых поколениях межвидовых
гибридов пшеницы *Triticum durum*
Desf. x *Triticum timopheevii* Zhuk.**

Создание сортов твердой пшеницы, устойчивых к биотическим факторам среды, является одной из основных задач на современном этапе селекции. Использование внутривидового потенциала *Triticum durum* Desf. не всегда позволяет решить ее успешно из-за отсутствия необходимого разнообразия форм. Одним из резервов увеличения гетерогенности твердой пшеницы является межвидовая гибридизация. В связи с этим несомненный интерес представляет вовлечение богатого и практически неиспользованного генетического потенциала пленчатой тетраплоидной пшеницы *T. timopheevii* Zhuk., обладающей комплексным иммунитетом к грибным болезням и вредителям.

Вследствие генетической изоляции видов их гибридизация сопровождается частичной несовместимостью, нарушением попарной конъюгации хромосом, генетической и цитологической нестабильностью потомства, что выражается в их низкой фертильности [1–2].

Перспективность использования гибридов *T. durum* x *T. timopheevii* в рекомбинационной селекции определяется особенностями формообразовательного процесса в первый поколениях и, в частности, наличием рекомбинантов, со-

четающих признаки культурных пшениц с высокой озерненностью. В связи с этим представляло интерес изучение фенотипического разнообразия и уровня фертильности растений первых поколений от скрещивания твердой пшеницы с *T. timopheevii*.

Изучение процесса формообразования при гибридизации *T. durum* с *T. timopheevii* неоднократно привлекало внимание исследователей. Однако эти работы были выполнены на ограниченном экспериментальном материале и, как правило, на гибридах одной комбинации [3–4].

Нами было проведено сравнительное изучение 4-х комбинаций второго поколения (F₂) *T. durum* x *T. timopheevii* и 10-ти комбинаций, полученных в результате беккроссирования F₁ твердой пшеницей (F₁B₁). Генотипическое разнообразие гибридов обусловлено использованием в качестве материнских и рекуррентных родителей 4-х сортов *T. durum* из разных эколого-географических групп: *Ангара* (Ан), *Оренбургская 10* (Ор), *Шортандинская 71* (Шор), *Алтайская Нива* (Ал) и в качестве отцовских – 3-х форм пшеницы Тимофеева из коллекции ВИР: к-47793, к-38555 и к-18105. Фертильность растений F₂ и F₁B₁ определяли как количество завязавших-

Таблица 1

Частота фенотипических классов гибридов F₂ и F₁B₁ *T. durum* x *T. timopheevii*, %

Комбинация	Изучено растений	Тип <i>durum</i>	Тип промежуточный	Тип <i>timopheevii</i>	Тип <i>aestivum</i>
Ан x 38555	116	30,2	19,0	30,2	20,7
Ан x 18105	71	63,4	23,9	5,6	8,4
Ан x 47793	88	34,0	26,1	18,2	21,6
Ал x 47793	64	45,3	35,9	3,1	15,6
Среднее		43,2	26,2	14,3	16,6
(Ан x 38555) x Ан	55	70,9	9,1	0,0	20,0
(Ан x 38555) x Шор	43	41,9	46,5	2,3	9,3
(Ан x 38555) x Ор	81	55,6	19,7	6,2	16,0
(Ан x 18105) x Шор	105	59,0	26,7	7,6	6,7
(Ан x 18105) x Ор	77	45,4	28,6	2,6	23,4
(Ан x 47793) x Ан	36	41,7	16,7	5,6	36,1
(Ан x 47793) x Шор	38	47,4	36,8	0,0	15,8
(Ан x 47793) x Ор	58	44,8	44,8	5,2	5,2
(Ал x 47793) x Ал	49	22,4	53,4	4,1	20,4
(Ал x 47793) x Ор	48	39,6	45,8	0,0	14,6
Среднее		46,9	32,8	3,3	16,7

ся зерен от числа развитых цветков в процентах. Всего было изучено около 1000 растений.

Из имеющегося разнообразия по морфотипу колоса выделено 4 группы: durum, timopheevii, промежуточная и aestivum. При делении популяций на фенотипические классы за основу взяты самые характерные признаки, присущие определенному виду. Внутри каждой группы наблюдались формы, различающиеся по наличию либо отсутствию остей и опушения, плотности расположения колосков на колосовом стержне, цвету, длине и форме колосковых и цветковых чешуи, а также по таким признакам, как степень ломкости колосового стержня, цвет зерна, его форма и линейные размеры.

Самой многочисленной почти во всех комбинациях скрещивания оказалась группа типа durum (табл. 1). В среднем она составила 46,9% гибридов F1B1 и 43,2% F2. В комбинации (Ан х 38555) х Ан группа растений фенотипа твердой пшеницы включала подавляющую часть популяции – 70,9%. Внутри этого фенотипического класса наблюдалась самая широкая изменчивость различных морфологических признаков. Так, выделены растения с веретеновидной и цилиндрической формой колоса, ярко выраженной скверхедностью, т.е. уплотненным расположением колосков в апикальной части колосового стержня. Причем последний признак характерен для каждого третьего растения этой группы. Небольшая часть популяции представлена формами с удлинёнными колосковыми и цветковыми чешуями, напоминающими по внешнему виду *T. polonicum*. Поскольку в целом морфологическая структура таких растений все же ближе к морфотипу твердой пшеницы, они не рассматривались как особый тип. Следует отметить также большое разнообразие форм по плотности расположения колосков на колосовом стержне – от рыхлого до очень плотного. По цвету зерна выделены растения с белой, красной окраской, а также целым рядом переходных оттенков. Встречаются особи, имеющие мозаичную пигментацию зерна (белое с красными пятнами либо наоборот). Форма зерна изменялась от удлинённой до округлой.

Второй по численности является группа растений промежуточного типа. Она более однообразна и обнаруживает большое фенотипическое сходство с гибридами F1. Эта часть популяции имеет форму колоса твердой пшеницы, но уплотненную с боковой стороны, что характерно для *T. timopheevii*. Цветковые и колосковые чешуи опушены, по форме и длине промежуточны между двумя исходными видами. Зерно растений промежуточного типа имеет удлинённо-горбатую форму красного цвета.

Третьей по численности является группа растений типа aestivum. Этот класс включает особи, напоминающие по фенотипу мягкую пшеницу или ее гибриды с полбой и *T. durum*. Обнаружены остистые и безостые формы. Средняя частота растений с комплексом признаков гексаплоидной пшеницы приблизительно одинакова как в беккроссных, так и в самоопыленных популяциях (16,7 и 16,6% соответственно), обнаруживается лишь несколько большая генотипическая изменчивость в первом случае (от 5,2 до 36,1%). Варьирование между гибридными популяциями F2 составило от 8,4 до 21,6%.

Рассмотренная фенотипическая группа заслуживает особого внимания. Как известно, мягкая пшеница *T. aestivum*, в отличие от твердой и Тимофеева пшениц, является представителем гексаплоидного ряда и несет в своем составе D-геном. Наличие дополнительного набора из семи хромосом обуславливает ряд отличительных особенностей этого вида. У тетраплоидных родительских видов отсутствует геном D, однако в потомстве от их скрещивания появляются особи, фенотипически сходные с мягкой пшеницей. Очевидно, в данном случае имеет место трансгрессия, т.е. проявление признака, выходящее за рамки изменчивости родительских видов. Рекомбинации хромосом геномов А, В и G обусловили формирование генотипов, имитирующих присутствие дополнительного генома.

Самым малочисленным классом в комбинациях F1B1 оказался тип timopheevii – 3,3% (табл. 1). Растения этого фенотипа полностью отсутствовали в ряде гибридных комбинаций. Частота встречаемости его среди гибридов F2 в 4 раза выше, чем в F1B1 и составляет в среднем 14,3%. Между гибридами наблюдалась большая изменчивость по выщеплению данного фенотипа. Так, в комбинации Ал х 47793 его частота равна 3,1%, а в скрещивании Ан х 38555 она достигает 30,2%. Более частое выщепление тимофеевиподобных растений в F2 в сравнении с F1B1 вполне понятно. При получении этой генерации участвуют рекомбинантные мужские и женские гаметы гибридов F1, в данном случае те из них, которые несут все или большинство хромосом G-генома пшеницы Тимофеева. Причиной появления фенотипа timopheevii среди растений F1B1, вероятно, является также самоопыление. Однако одновременное искусственное опыление F1 пыльцой твердой пшеницы снизило частоту особей данного фенотипического класса.

Сравнительное изучение растений разных фенотипических классов по озерненности обнаружило явное преимущество группы durum (табл. 2). Средний показатель фертильности по

Фертильность различных фенотипических классов гибридов F2 и F1B1 T. durum x T. timopheevii, %

Комбинация	Изучено растний	Тип durum	Тип промежуточный	Тип timopheevii	Тип aestivum
Ан x 38555	116	17,4	0,2	4,9	8,1
Ан x 18105	71	18,8	0,9	6,6	22,5
Ан x 47793	88	27,1	0,8	4,6	5,1
Ал x 47793	64	15,9	0,7	0,0	0,2
Среднее		19,8	0,6	4,0	9,0
(Ан x 38555) x Ан	55	13,6	0,2	0,0	2,9
(Ан x 38555) x Шор	43	8,7	0,7	5,0	2,7
(Ан x 38555) x Ор	81	12,9	0,2	9,9	3,1
(Ан x 18105) x Шор	105	11,9	1,4	6,4	1,9
(Ан x 18105) x Ор	77	13,5	0,8	12,0	21,3
(Ан x 47793) x Ан	36	10,3	0,1	0,7	11,5
(Ан x 47793) x Шор	38	10,3	0,9	0,0	8,5
(Ан x 47793) x Ор	58	34,3	0,8	13,1	0,0
(Ал x 47793) x Ал	49	16,7	0,2	0,0	2,7
(Ал x 47793) x Ор	48	14,3	0,4	0,0	0,0
Среднее		14,6	0,6	6,7	5,5

10-ти комбинациям F1B1 составил 14,6%, изменяясь от 8,7 до 34,3%. Несколько выше он у гибридов F2 – 19,8% (варьирование от 15,9 до 27,1%). Анализируемый признак проявился в равной мере у фенотипов timopheevii и aestivum: 6,7 и 5,5% в популяциях F1B1, 4,0 и 9,0% – в популяциях F2. Фертильность растений промежуточного типа сохранялась на уровне гибридов первого поколения – 0,6%.

Следует отметить, что высокофертильные растения (озерненность 80–100%) встречались, как правило, в группе durum и в единичных случаях в группе aestivum. Это и обусловило более высокое среднее значение признака в данных фенотипических классах. В группе timopheevii обнаружены растения с уровнем фертильности 47% и ниже. Растения промежуточного фенотипа в основном относятся к классу стерильных либо низкофертильных. Однако среди них встречаются единичные особи, значительно превышающие озерненность гибридов F1. Стерильные растения с различной частотой выщеплялись во всех классах как беккроссного, так и самоопыленного потомства.

Таким образом, сравнительное изучение фенотипического полиморфизма и фертильности гибридов F2 и F1B1 поколений от скрещивания твердой пшеницы с репродуктивно изолированным видом T. timopheevii свидетельствует о широком разнообразии морфотипов. Группа durum является преобладающей и наиболее озерненной; растения промежуточного фенотипа составляют треть популяций и характеризуются одинаковой плодовитостью с гибридами F1; особи типа timopheevii встречаются в F2 в 4 раза чаще, чем в F1B1; частота растений с комплексом признаков гексаплоидной пшеницы составляет шестую часть популяций. Морфологические признаки растений не определяют однозначно уровень их фертильности, поскольку стерильные и высокоозерненные особи выщепляются в различных фенотипических группах. Вероятно, указанные особенности контролируются независимо. Полиморфизм гибридов по типу колоса и наличия форм, сочетающих высокую фертильность с фенотипом возделываемых пшениц, является свидетельством межвидовых рекомбинаций, а следовательно, перспективности использования T. timopheevii в рекомбинационной селекции твердой пшеницы.

Литература

1. Козловская В.Ф. Особенности реализации женских гамет F1 межвидовых гибридов Triticum durum Desf. x Triticum timopheevii Zhuk. / В.Ф. Козловская, Л.П. Григорьева // Гаметная и зиготная селекция растений : материалы респ. конф. 23 июня 1986 г. – Кишинев, 1987.
2. Козловская В.Ф. Интрогрессивная гибридиза-

- ция видов рода Triticum L. : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Новосибирск, 1994.
3. Наскидашвили П.П. Межвидовая гибридизация пшеницы. – М., 1984.
4. Эммерих Э.Д. Характеристика амфидиплоидов твердой пшеницы с пшеницей T. timopheevii // Вестник с.-х. науки. – 1965. – №9.