

УДК 633.11:575.22

Л.П. Хлебова

Межвидовая совместимость тетраплоидных пшениц *Triticum durum* Desf. и *Triticum timopheevii* Zhuk.

Ключевые слова: твердая пшеница, пшеница Тимофеева, межвидовые гибриды, несовместимость, скрещиваемость, гибридизация, гетерозиготность, отцовская и материнская формы, факторы среды.

Key words: durum wheat, timopheevii wheat, interspecific hybrids, incompatibility, crossibility, hybridization, heterozygosity, paternal and maternal forms, environmental factors.

T. timopheevii – эндемичный для Закавказья вид – впервые обнаружен П.М. Жуковским в 1922 г. и описан как *T. dicoccoides* v. *timopheevii*. Впоследствии на основе ряда биоморфологических признаков выделен в самостоятельный вид. Выращивался в смеси с *T. monosocum* L. (популяция Зандури), в настоящее время не возделывается [1].

Растения этого вида не требовательны к теплу, устойчивы к избыточному увлажнению; зерно имеет высокую стекловидность, отличные хлебопекарные качества, содержание белка составляет 19–22%, лизина в белке – 1,56–1,88% [2]. *T. timopheevii* обладает высокой фотосинтетической поверхностью листьев, доля флагового листа в общей площади листьев достигает 27%. По своим продукционным возможностям этот вид не уступает распространенным сортам яровой пшеницы; отдельные растения его могут работать так же эффективно, как и растения сортов интенсивного типа [3]. Пшеница Тимофеева характеризуется комплексным иммунитетом к ряду фитопатогенов и вредителей.

Известен ряд попыток интрогрессировать хозяйственно ценные особенности пшеницы Тимофеева в культурные виды, в частности в мягкую пшеницу. Успешными они оказались при передаче отдельных, просто наследуемых признаков, например устойчивости к болезням [4; 5]. Возможность отбора в гибридном потомстве рекомбинантов по признакам, имеющим сложный генетический контроль: холодостойкость, влагостойкость, высокая активность фотосинтеза, оценивается как маловероятная в силу низкой совместимости вида с возделываемыми пшеницами.

Гибридизация *T. timopheevii* с твердой пшеницей до настоящего времени не получила широкого использования и является резервом пополнения генофонда данной культуры, обладающей низким потенциалом адаптивных свойств. В связи с этим интерес представляло изучение совместимости этих видов в различных условиях выращивания.

Для получения межвидовых гибридов были использованы пять сортов твердой пшеницы из различных эколого-географических зон: Алтайка (Алт.), селекции Алтайского НИИСХ, Шортандинская 71 (Ш.71) из Казахстана, Оренбургская 2 (Ор.2), созданная в Оренбургском НИИСХ, Ангара (Ан.), селекции Красноярского НИИСХ, образец I 310100 из США и три формы *T. timopheevii* v. *viticulosum* (T.t.): к-47793, к-18105 и к-38555 из коллекции ВИР. Гибридизацию проводили путем искусственной кастрации материнских колосьев, их изоляции и последующего опыления пылью отцовских форм с использованием твелл-метода. Гибридные семена получали в условиях зимне-весенней (Т-1) и осенне-зимней (Т-2) вегетаций в селекционной теплице ангарного типа и двух полевых вегетаций (П-1) и (П-2). Совместимость видов оценивали как процент завязавшихся зерен от числа опыленных цветков. Результаты обрабатывали методом дисперсионного анализа [6].

В таблице 1 представлены результаты скрещивания *T. durum* с *T. timopheevii* по 15 комбинациям. Сорта твердой пшеницы использованы в качестве материнской формы, так как данный вид является реципиентом полезных признаков пшеницы Тимофеева. Данные, полученные в полевую вегетацию (П-1), свидетельствуют о том, что уровень совместимости исходных видов в условиях Алтайского края довольно высок. В среднем для всего набора гибридов он составил 48,3%, изменяясь от 13,1 до 65,5%. Причем подавляющее большинство гибридов получено с успехом не менее 40%. В вегетацию Т-1 в теплице средняя скрещиваемость была на 11,7% меньше – изменились пределы варьирования признака (8,4–51,0%). Кроме того, треть всех комбинаций выполнена с успехом, не превышающим 30%. В среднем одинаковые результаты получены в тепличную (Т-2) и полевую (П-2) вегетации. Различия состояли в более низком нижнем пределе варьирования признака в полевых условиях (8,8%). Однако успех получения остальных гибридов составил не менее 47,1%. Варьирование скрещиваемости в условиях вегетации Т-2 находилось в пределах 31,4–84,6%.

Средние по строкам таблицы позволяют наблюдать изменчивость получения зерен F1 в различных условиях для определенной пары родителей: за четыре вегетации вариабельность составила от 42,2 до 64,1%.

Таким образом, представленные результаты свидетельствуют о том, что средний уровень совместимости

Скрещиваемость сортов твердой пшеницы с образцами *T. timopheevii*

Комбинация скрещивания	Вегетация								Среднее, %
	П-1		Т-1		Т-2		П-2		
	Кастрировано цветков	Получено зерен, %	Кастрировано цветков	Получено зерен, %	Кастрировано цветков	Получено зерен, %	Кастрировано цветков	Получено зерен, %	
1. Алт. × Т. t. 47793	376	49,2	230	26,9	162	35,8	668	58,4	42,6±2,1
2. Алт. × Т. t. 18105	740	43,3	458	27,7	100	61,0	384	51,3	45,8±2,5
3. Алт. × Т. t. 38555	524	49,7	678	49,6	670	55,7	660	65,8	55,2±3,2
4. Ан. × Т. t. 47793	384	61,5	434	49,3	646	58,9	550	68,3	59,5±2,3
5. Ан. × Т. t. 18105	500	13,1	482	26,4	592	64,9	444	66,4	42,7±2,0
6. Ан. × Т. t. 38555	494	58,4	428	50,9	510	65,5	536	81,4	64,1±3,4
7. Ор.2 × Т. t. 47793	456	48,6	450,	43,1	566	53,7	394	52,8	49,6±1,2
8. Ор.2. × Т. t. 18105	734	59,9	522	43,1	522	62,3	250	51,2	54,1±2,3
9. Ор.2 × Т. t. 38555	436	65,5	360	40,3	558	64,9	524	73,7	61,1±3,5
10. Ш.71 × Т. t. 47793	558	59,4	226	8,4	544	37,3	470	63,6	42,2±2,2
11. Ш.71 × Т. t. 18105	316	28,7	482	38,6	338	31,4	248	80,6	44,8±1,7
12. Ш.71 × Т. t. 38555	320	54,5	472	16,3	514	62,1	206	47,1	45,0±1,4
13. I 310100 × Т. t. 47793	324	46,0	470	48,3	540	84,6	350	8,8	46,9±1,2
14. I 310100 × Т. t. 18105	510	41,1	304	51,0	490	71,8	288	68,8	58,2±2,4
15. I 310100 × Т. t. 38555	452	44,9	466	28,5	540	78,2	240	59,6	52,8±2,8
Среднее, %		48,3±4,0		36,6±3,9		59,2±4,5		59,9±6,1	51,0±3,4

твердой пшеницы с *T. timopheevii* довольно высок и составляет 51,0%.

Одним из способов повышения завязываемости зерен и преодоления их нежизнеспособности при отдаленных скрещиваниях различных культур является использование гибридных форм в качестве компонентов скрещивания. Так, исходная гетерозиготность как отцовского, так и материнского организмов способствовала завязываемости зерен при скрещивании мягкой и твердой пшениц, в 1,5 раза превышая успех простых скрещиваний [7].

Учитывая, что уровень совместимости видов *T. durum* и *T. timopheevii* существенно ниже эффективности внутривидовой гибридизации, а также известные из литературы сложности работы с последующими поколениями отдаленных гибридов, в программу исследования было включено F₁ межсортовых скрещиваний пшеницы. Десять гибридов первого поколения, полученных от скрещивания пяти сортов *T. durum* по неполной диаллельной схеме, служили в качестве материнской формы. Отцовским родителем была Т.т. к-47793.

Средний уровень завязываемости гибридных зерен F₁ составил в условиях П-1, Т-2 и П-2 вегетаций 49,5, 44,6 и 53,7% соответственно (табл. 2). Среднее значение скрещиваемости по данному набору гибридов

(49,3%) было близким к результату получения зерен F₁, когда материнскими формами служили сорта твердой пшеницы (табл. 1). Следовательно, гетерозиготность одного из партнеров не оказала существенного влияния на совместимость твердой и Тимофеева пшениц. Возможно, это связано с тем, что несовместимость родительских видов на этапе получения семян F₁ проявляется весьма умеренно.

Факт относительно хорошей скрещиваемости изученных видов в различных условиях среды, установленный для сравнительно большого набора гибридных комбинаций, не согласуется с противоречивыми сведениями, известными ранее, и поэтому заслуживает внимания.

Репродуктивная изоляция в природе может создаваться генетически обусловленными различиями в строении репродуктивных органов, биологии размножения или во взаимоотношениях по плодovitости. Барьеры, препятствующие скрещиванию, могут быть также внешними, действующими до опыления. Это временная и пространственная изоляция. Российским НИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова ведутся постоянный сбор и сохранение зародышевой плазмы различных сельскохозяйственных растений, в том числе и пшеницы. Нужный набор сортообразцов независимо от их естественного местообитания

Скрещиваемость F_1 межсортовых гибридов твердой пшеницы с *T. timopheevii* к-47793

Материнская форма	Вегетация						Среднее, %
	П-1		Т-2		П-2		
	Кастрировано цветков	Завязалось зерен, %	Кастрировано цветков	Завязалось зерен, %	Кастрировано цветков	Завязалось зерен, %	
1. I3100100 × Алт.	188	49,2	270	55,9	518	50,6	51,9±1,1
2. I3100100 × Ан.	120	42,5	578	31,6	778	52,2	42,1±1,3
3. I3100100 × Ор. 2	164	49,3	220	76,4	108	46,3	57,3±2,5
4. I3100100 × Ш. 71	190	37,6	290	39,0	418	61,0	45,9±1,4
5. Ш. 71 × Алт.	176	50,4	232	35,3	470	45,3	43,7±1,1
6. Ш. 71 × Ан.	282	43,6	304	53,9	332	67,2	54,9±2,3
7. Ш. 71 × Ор. 2	358	44,5	252	47,2	462	56,5	49,4±1,1
8. Алт. × Ан.	194	63,0	180	30,0	378	38,4	43,8±1,7
9. Алт. × Ор. 2	252	63,1	258	42,6	470	59,6	55,1±2,2
10. Ан. × Ор. 2	166	52,4	246	33,7	472	60,2	48,8±1,4
Среднее, %		49,5±0,5		44,6±0,7		53,7±1,4	49,3±2,1

предоставляется учреждениям в определенную экологическую точку. Таким образом, пространственная изоляция преодолима. Легко устранима и временная: цветение партнеров, различающихся по вегетационному периоду, можно совместить путем высева их в несколько сроков.

Труднее преодолеть внутреннюю репродуктивную изоляцию. Первое ее проявление – несовместимость. Под несовместимостью принято понимать различного рода барьеры, препятствующие образованию и развитию гибридного зародыша. В некоторых случаях пыльцевое зерно дегенерирует в момент попадания на рыльце «чужого» пестика. В других – снижен рост пыльцевых трубок, на их концах образуются вздутия, что приводит к прекращению роста. При гибридизации пшеницы с рожью установлено, что пыльца ржи с одинаковой скоростью проникает в рыльце и растет в столбиках цветков разных сортов пшеницы. Но у плохо скрещиваемых сортов пыльцевые трубки прекращают свой рост у основания столбика [8]. В других случаях оплодотворение происходит нормально, формируется гибридный зародыш. Однако из-за несовместимости с эндоспермом зародыш может преждевременно погибнуть. Эмбриональная гибель наблюдается у гибридов тритикале ($2n=42$) с твердой пшеницей, ячменя с различными видами пшениц, *T. timopheevii* с мягкой пшеницей [9; 10].

Анализ совместимости видов в роде *Triticum* показывает, что 100-процентная гибель гибридного эмбриона есть крайнее проявление постгамной изоляции, она наблюдается, как правило, при скрещивании ди- и гексаплоидных пшениц. Для других межвидовых

гибридов этого рода она характерна лишь отчасти и выражена в большей или меньшей степени. Пшеница Тимофеева является примером межвидовой дивергенции, генетической изоляции и занимает особое место в роде *Triticum*. При скрещивании ее с тетраплоидными видами получены различные результаты. Гибридизация ее с культурной полбой и твердой пшеницей в эксперименте, выполненном Ф. Лилиенфельдом [11], обеспечила высокую завязываемость гибридных зерен, которые имели 100-процентную всхожесть. В других случаях удавалось получить лишь единичные зерновки, большая часть которых оказалась нежизнеспособной [12]. Работы, выполненные в 50–70-е гг. прошлого столетия, свидетельствуют о сильном варьировании результатов получения зерен F_1 при гибридизации твердой и Тимофеева пшениц как в прямых (0,4–77,5%), так и в обратных скрещиваниях (0,7–87,9%) [13].

Таким образом, имеющиеся в литературе сведения о совместимости видов *T. durum* и *T. timopheevii* противоречивы. В различных почвенно-климатических условиях России и за рубежом в гибридизацию вовлекался разнообразный материал исходных родительских видов. Противоречивость результатов объясняли как генетическими особенностями родительских форм, так и своеобразием конкретных экологических зон.

Одной из причин противоречивости данных, наряду с обозначенными выше, является, по нашему мнению, несовершенство метода искусственного опыления. До 70-х гг. основными методами опыления были принудительный (пыльцой, стряхнутой с цвету-

Влияние генотипического разнообразия родительских форм и условий среды на получение гибридов F₁ T. durum × T. timopheevii

Источник варьирования	df	mS	Fф	df	mS	Fф
	A	B	A	B	A	B
Генотипы	14	9	210,76	99,48	0,88	1,01
Условия	3	2	1837,70	213,05	7,71*	2,15
Взаимодействие генотипы×условия	1	1	41,26	462,53	0,17	4,68*
Случайное	41	17	238,33	98,87		

Примечание 1: df – число степеней свободы; mS – средний квадрат; Fф – фактическое значение F-критерия по фактору; * – достоверно при уровне P = 0,05.

Примечание 2: А – комбинации с участием сортов T. durum; В – комбинации с участием F₁ межсортовых гибридов T. durum.

ших отцовских колосьев, или их зрелыми пыльниками) и ограниченно-свободный. В последнем случае цветущие колосья помещались в емкости с водой под общий с группой кастрированных колосьев изолятор. Эти методы позволяли получать достаточное количество семян F₁ при выполнении межсортовых скрещиваний. Однако производительность гибридизации была весьма низкой. Стряхивание пыльцы или сбор зрелых пыльников и нанесение (вложение) их в зрелый цветок материнского колоса занимали в 2–3 раза больше времени, чем кастрация. Ограниченность сроков цветения делала практически невозможным проведение гибридизации по большому набору комбинаций при кастрации и опылении сотен цветков по каждой из них. Кроме того, весьма затрудненным оказалось соблюдение оптимальных сроков опыления. Это, в свою очередь, практически исключало сравнимость полученных результатов.

Использование твелл-метода способствовало резкому увеличению объемов и повышению качества опыления, а в целом – гибридизации. Высокая производительность опыления (до 90 колосьев в час) нативной пыльцой обусловила возможность анализа собственно совместимости исходных родительских форм. Кроме того, и для гибридов отдаленных скрещиваний стали реальными соблюдение принципа единства различий и статистическая обработка полученных данных.

Так, приведенные в таблице 1 и 2 экспериментальные данные послужили исходными для выяснения достоверности влияния используемого генотипического разнообразия (фактор «генотип») и условий среды (фактор «условия») при получении первого поколения межвидовых гибридов T. durum × T. timopheevii. Двухфакторный дисперсионный анализ позволил установить, что статистически значимое влияние на совместимость видов оказывают условия среды (получение простых гибридов) и генотип-средовое взаимодействие (использование межсортовых ги-

бридов F₁ в качестве материнской формы) (табл. 3). Следовательно, увеличение генотипического разнообразия родительских форм вследствие межсортовой гибридизации реализуется в специфической реакции конкретного гибрида на изменение условий внешней среды. Роль остальных рассмотренных факторов незначительна.

Количественная оценка доли участия изучаемых факторов в изменчивости признаков показала, что варьирование результатов скрещиваемости на треть определяется условиями гибридизации (30,7%). Преимущественный вклад в варибельность данного признака (69,1%) вносят неучтенные факторы, характеризующиеся как случайная изменчивость. В частности, в нее входят травмы чешуй при кастрации молодых колосьев, повреждение перистого рыльца злаков при запаздывании кастрации, а также несвоевременность опыления. Следовательно, высокая скрещиваемость видов, установленная в нашем эксперименте, не является результатом использования в гибридизации относительно ограниченного разнообразия исходных родительских форм, а характеризует общий уровень совместимости тетраплоидных пшениц T. durum и T. timopheevii. **Учитывая высокую средовую изменчивость признака, можно предположить, что разработка оптимальных режимов для гибридизации данных видов в искусственных условиях, возможно, является одним из путей повышения их потенциальной совместимости.**

Таким образом, уровень совместимости твердой и Тимофеева пшениц в условиях Алтайского края относительно высок и в среднем составляет около 50%; использование F₁ межсортовых гибридов T. durum в гибридизации с пшеницей Тимофеева не влияет на уровень совместимости данных видов; условия среды оказывают существенное влияние на изменчивость результатов получения гибридов F₁ T. durum × T. timopheevii.

Библиографический список

1. Беридзе, Р.К. Получение компонента популяции Зандури – *T. timopheevi* Zhuk. / Р.К. Беридзе, А.Д. Горгидзе // Генетика. – 1970. – Т. 6, №1.
2. Конарев, В.Г. О природе геномов пшеницы / В.Г. Конарев // Роль отдаленной гибридизации в эволюции и селекции пшеницы : тез. докл. Всесоюзн. совещ. – Тбилиси, 1985.
3. Касьянов, П.Ф. Морфофизиологическая характеристика редких видов пшеницы : автореф. дис. ... канд. биол. наук / П.Ф. Касьянов. – М., 1986.
4. Скурыгина, Н.А. Пополнение запаса генов устойчивости мягкой пшеницы к бурой ржавчине и мучнистой росе за счет интрогрессивной гибридизации с тетраплоидными видами (*Triticum timopheevii*, *T. dicoccum*, *T. persicum*) / Н.А. Скурыгина // Роль отдаленной гибридизации в эволюции и селекции пшеницы : тез. докл. Всесоюзн. совещ. – Тбилиси, 1985.
5. Shands, R.G. Disease Resistance of *T. timopheevii* Transferred to Common Winter Wheat / R.G. Shands // Amer. Soc. Agron. J. – 1941. – V. 33, №6.
6. Лакин, Г.Ф. Биометрия / Г.Ф. Лакин. – М., 1990.
7. Турбин, Н.В. Влияние предварительной межсортовой гибридизации на жизнеспособность гибридов твердой пшеницы с мягкой / Н.В. Турбин, Т.С. Кондилева // Вопросы экспериментальной генетики. – Минск, 1965.
8. Ригин, Б.В. Генетические основы и перспективы гибридизации *Triticum L.* × *Secale L.* : автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Б.В. Ригин. – Л., 1986.
9. Шумный, В.К. Получение ячменно-ржаных и ячменно-пшеничных гибридов на основе культурных сортов ячменя / В.К. Шумный, Л.А. Першина, Л.И. Белова // Цитология и генетика. – 1982. – Т. 16, №3.
10. Козловская, В.Ф. Изменчивость результатов гибридизации *Triticum aestivum L.* с *T. timopheevii* Zhuk. / В.Ф. Козловская, Г.М. Мусалитин // Генетика. – 1992. – Т. 28, №9.
11. Lilienfeld, F. Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*. V. *Triticum timopheevi* Zhuk. / F. Lilienfeld, H. Kihara // *Cytologia*. – 1934. – V. 6, №1.
12. Ерицян, А.А. Цитогенетическое исследование *T. timopheevi* Zhuk. / А.А. Ерицян // Тр. Тбилис. бот. ин-та АН Груз. ССР. – Тбилиси, 1942. – Т. 8.
13. Удольская, Н.Л. Некоторые биологические проблемы гибридной пшеницы / Н.Л. Удольская, Г.Л. Банников, Н.А. Хайленко и др. // Селекция и семеноводство полевых культур. – Алма-Ата, 1981.